ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 90

11

НОЯБРЬ

Санкт-Петербург
„НАУКА"
2005

Учредители:

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

Журнал издается под руководством Отделения биологических наук РАН

Главный редактор
Р. В. КАМЕЛИН

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*), К. Л. Виноградова (*зам. главного редактора*), Т. В. Егорова (*зам. главного редактора*), Н. В. Малышева (*отв. секретарь*), О. М. Афонина, Ю. В. Гамалей, П. Л. Горчаковский, Ч. Джеффри (Лондон), С. Г. Жилин, В. С. Ипатов, М. Г. Пименов, И. Н. Сафронова, И. И. Шамров, Г. П. Яковлев

Editor-in-Chief
R. V. KAMELIN

EDITORIAL BOARD

A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), K. L. Vinogradova (*Associate Editor*), T. V. Egorova (*Associate Editor*), N. V. Malysheva (*Secretary*), O. M. Afonina, Yu. V. Gamalej, P. L. Gorchakovsky, Ch. Jeffrey (London), S. G. Zhilin, V. S. Ipatov, M. G. Pimenov, I. N. Safronova, I. I. Shamrov, G. P. Yakovlev

УДК 581.8

© Н. С. Мамушина, Е. К. Зубкова

САМ-ФОТОСИНТЕЗ: РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ

N. S. MAMUSHINA, E. K. ZUBKOVA. *CAM*-PHOTOSYNTHESIS: DISTRIBUTION AND ECOPHYSIOLOGICAL FACETS

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812)234-45-12
E-mail: gamalei@mail15.com

Поступила 16.05.2005

Представлена история открытия трех путей фотосинтетического метаболизма — C_3, C_4 и *САМ*. *САМ*-фотосинтез был впервые описан для суккулентов сем. *Crassulaceae*, которые имеют специфическую суточную динамику метаболизма органических кислот (сокращенно *САМ*-crassulacean acid metabolism). Впоследствии было показано, что *САМ*-фотосинтез также идет в зеленых тканях растений семейств *Bromeliaceae* и *Orchidaceae*, которые обитают в дождевых лесах. Основные особенности *САМ*-фотосинтеза следующие: 1) поглощение CO_2 происходит ночью через открытые устьица, при этом синтезируется малат, который активно транспортируется в вакуоль; 2) на свету происходит декарбоксилирование малата, который выходит в цитоплазму, выделяющаяся CO_2 поглощается хлоропластами в процессе C_3-фотосинтеза и происходит синтез углеводов. Обсуждается влияние на *САМ*-фотосинтез у суккулентов и бромелиевых концентрации CO_2, специфики водного режима, светового режима, а также температуры и минеральных элементов. Отмечается, что *САМ*-фотосинтез — важнейший компонент стратегии выживания *САМ*-растений не только в пустынях, но и в тропических влажных лесах.

Ключевые слова: C_3-фотосинтез, C_4-фотосинтез, *САМ*-фотосинтез, РУБИСКО, ФЕП-карбоксилаза, циркадный ритм, суккуленты, гидренхима, хлоренхима.

В настоящее время на большом числе видов растений различного систематического положения описаны и детально исследованы три типа метаболизма углерода при фотосинтезе: C_3-фотосинтез, C_4-фотосинтез и *САМ*-фотосинтез.

C_3-фотосинтез открыт L. Bassham и M. Calvin в 1957 г. Было обнаружено, что в зеленых клетках водорослей и в клетках мезофилла листа шпината, гороха на свету за первые 10 с меченый углерод углекислоты включается в 3-углеродное соединение — фосфоглицериновую кислоту (ФГК). Процесс карбоксилирования осуществляет ключевой фермент хлоропласта — рибулозобисфосфаткарбоксилаза (РУБИСКО). В ходе работы ансамбля ферментов (цикл Кальвина) происходит синтез глюкозо-6-Р, а затем синтез крахмала и сахарозы (Bassham, Calvin, 1957). В дальнейшем было показано, что C_3-фотосинтез — основополагающий путь метаболизма углерода, свойственный всем зеленым растениям, а C_4-путь и *САМ*-фотосинтез — специфические процессы метаболизма, ведущие к увеличению внутриклеточной концентрации CO_2 (Эдвардс, Уокер, 1986).

C_4-фотосинтез открыт в 1965—1966 гг. и детально описан в листе сахарного тростника. Первичным продуктом фотосинтеза в этом случае является C_4-соединение — малат, которое синтезируется в клетках мезофилла листа с участием ФЕП-карбоксилазы (фосфоэнолпируваткарбоксилаза). Затем малат транспортируется в клетки обкладки, где происходит реакция декарбоксилирования. Выделяющаяся при этом углекислота, концентрация которой выше, чем атмосферная, ассимилируется хлоропластами клеток обкладки по пути C_3-фотосинтеза. На уровне листа в ходе C_4-фотосинтеза осуществляется метаболитное взаимодействие между двумя типами ассимилирующих клеток листа C_4-растений (Kortshak et al., 1965; Hatch, Slack, 1966).

Открытие *САМ*-фотосинтеза имеет более сложную историю *САМ* — английское сокращение выражения «Crassulacean acid metabolism» — метаболизм органических кислот у растений из семейства толстянковых, которые в литературе относят к суккулентам. Впервые этот термин ввел в 1933 г. T. Bennet-Clark, который изучал взаимопревращения органических кислот в суточном ритме в листьях бриофиллума и очитка (Bennet-Clark, 1933). *САМ* и в настоящее время используется в литературе для краткости при описании метаболизма органических кислот в различных органах суккулентов. Конкретно к процессу фотосинтеза у суккулентов его применили M. Thomas и Beevers в 1949 г. (Thomas, Beevers, 1949). В 1950-х годах начинается активное исследование механизма *САМ*-фотосинтеза с использованием $^{14}CO_2$ на широком круге объектов, относящихся к суккулентам (Эдвардс, Уокер, 1986). Этот новый методологический подход позволил детально изучить временны́е параметры включения ^{14}C в различные метаболиты в клетках зеленых тканей суккулентов. На следующем этапе были исследованы ферменты, участвующие в этих реакциях, их локализация и пути регуляции.

У суккулентов процесс фотосинтеза происходит в специализированных зеленых тканях (хлоренхима), которые могут быть локализованы в листьях, листоподобных органах и стеблях растений. Они, как правило, окружены слоями водоносной ткани (гидренхима), которая выполняет запасающую и защитную функции. Важную роль в процессах газообмена и транспирации играют устьица эпидермиса внешней покровной ткани.

В настоящее время кратко можно описать путь метаболизма углерода по типу *САМ*-фотосинтеза у суккулентов по следующей схеме:

1. Ночью открываются устьица эпидермиса, происходит транспирация и начинается поступление CO_2 из атмосферы воздуха в межклетники и в клетки зеленых тканей по принципу диффузии.

2. В цитоплазме клеток хлоренхимы суккулентов локализован фермент ФЕП-карбоксилаза, который осуществляет реакцию карбоксилирования ФЕП с образованием ЩУК. ЩУК с участием другого фермента — НАДН-малатдегидрогеназы превращается в малат (C_4-соединение). Сопряженная работа двух ферментов выражается в следующих реакциях:

а) ФЕП-карбоксилаза:

$$\text{ФЕП} + CO_2 + H_2O \rightarrow \text{ЩУК} + \text{Р}_\text{н}$$

б) малатдегидрогеназа:

$$\text{ЩУК} + \text{НАДН}_2 \rightarrow \text{МАЛАТ} + \text{НАД}^{++}$$

3. Образовавшийся в двух сопряженных реакциях малат поступает в вакуоль клетки, которая может занимать до 60 % от общего объема клетки. Малат загружается путем активного транспорта: против градиента концентрации с затратой АТФ (Wyka et al., 2004).

Таким образом, в течение ночи в клетках хлоренхимы происходят поглощение CO_2 и запасание ее в виде C_4-соединения — малата, который выводится из цитоплазмы в вакуоль.

В течение дня на свету происходят следующие события:

1. Малат по градиенту концентрации, т. е. путем диффузии, выходит из вакуоли в цитоплазму.

Механизм включения этого процесса не ясен (Lüttge, Smith, 1984).

2. С участием специфических ферментов происходит процесс декарбоксилирования малата, при этом выделяется CO_2 и образуется ФЕП или пируват.

По локализации фермента декарбоксилирования выделены 3 биохимические подгруппы *САМ*-растений:

а) пируватфосфатдикиназа локализована в цитоплазме:

$$\text{МАЛАТ} + \text{НАД} + \text{АТФ} \rightarrow CO_2 + \text{ФЕП} + \text{НАДН}_2;$$

б) НАДФ-Н-малатдегидрогеназа локализована в цитоплазме или в хлоропласте:

$$\text{МАЛАТ} + \text{НАДФ} \rightarrow CO_2 + \text{ПИРУВАТ} + \text{НАДФН}_2;$$

в) НАДН-малатдегидрогеназа локализована в митохондриях:

$$\text{МАЛАТ} + \text{НАД} \rightarrow \text{ПИРУВАТ} + \text{НАДН}_2 + CO_2.$$

3. Внутриклеточная CO_2 поглощается хлоропластами в процессе фотосинтеза по типу C_3-метаболизма с участием РУБИСКО, при этом синтезируется глюкозо-Р, а затем крахмал или сахароза.

Парадокс *САМ*-фотосинтеза заключается в том, что интенсивное поглощение CO_2 зелеными тканями суккулентов происходит ночью, т. е. в темноте, тогда как у других растений лист в темноте выделяет CO_2, который образуется при дыхании. Ассимилированная CO_2 в виде малата ночью откладывается в вакуоль, а днем происходит активный процесс декарбоксилирования, и молекулы CO_2 поглощаются хлоропластами той же клетки в ходе C_3-фотосинтеза. Таким образом, синтез C_4-соединений и потеря им CO_2 при *САМ*-фотосинтезе разобщены во времени суток.

C. Osmond (1978) выделяет четыре фазы *САМ*-фотосинтеза в течение 24 ч.

1. Ночь, открытые устьица, поглощение CO_2, синтез и запасание малата в вакуоле.

2. Рассвет, в начале светового периода устьица еще открыты и CO_2 фиксируется и в виде малата, и в хлоропластах по пути C_3-фотосинтеза.

3. На свету устьица закрыты, идет распад органических кислот с образованием CO_2, которая активно фиксируется хлоропластами по пути C_3 -фотосинтеза.

4. Конец дня — малат израсходован, устьица открываются и CO_2 из воздуха идет в хлоропласты, но начинается и синтез малата.

Вторая и четвертая фазы являются не стабильными, они очень чувствительны к влиянию внешних факторов. На примере второй и четвертой фазы углекислотного газообмена зеленых клеток суккулентов можно говорить, что они могут осуществлять C_3-фотосинтез независимо от предварительного накопления CO_2 в виде малата, вот почему в литературе при описании типов метаболизма углерода у суккулентов встречается термин C_3 /*САМ*-фотосинтез, т. е. описываются переходные формы (Lüttge, 2004).

W. Cockburn (1985) отмечает, что среди большого набора видов пустынных суккулентов (~1700 видов) можно выделить 2 экологических типа.

1) Облигатные *САМ*-виды, у которых в условиях жестокого стресса, вызванного отсутствием воды, устьица могут быть закрыты и днем, и ночью, тогда идет замыкание цикла и на образование малата ночью используется только CO_2, которая выделяется при дыхании. Эти виды могут существовать в таких условиях довольно долго.

2) C_3/*САМ*-виды — в условиях благополучного водоснабжения устьица открыты и днем, и ночью, при этом сочетается и образование малата (ночью), и поглощение днем как CO_2 из воздуха, так и CO_2 из малата.

При изучении *САМ*-фотосинтеза большое внимание уделяется исследованию регуляции активности ФЕП-карбоксилазы — ключевого фермента, локализованного в цитоплазме. В монографии Эдвардс и Уокер 1985 г. были детально описаны свойства ФЕП-карбоксилазы суккулентов, отмечено высокое сродство фермента к субстратам — ФЕП и HCO_3 (0.02 mM), аллостерическая регуляция ионами магния и глюкозо-6-Р. Авторы высказали предположение, что этот ключевой фермент *САМ*-фотосинтеза подвержен не только субстратной и аллостерической регуляции, но он может существовать в двух формах. В 2003 г. на примере листа каланхое был описан еще один тип регуляции ФЕП-карбоксилазы: процесс фосфорилирования с участием специфической фосфопротеинкиназы, который происходит ночью и способствует увеличению активности карбоксилазы в несколько раз. На свету начинает функционировать специфическая фосфатаза, которая отщепляет фосфор и образуется неактивная форма фермента. При этом отмечается, что синтез ферментов фосфопротеинкиназы и фосфатазы *САМ*-растений подвержен циркадному ритму, под которым авторы подразумевают чередование ночи и дня (Nimmo, 2003). Авторы одновременно исследовали ФЕП-карбоксилазу у C_4-растений (*Zea mayes*) и показали, что синтез ферментов протеинфосфокиназы происходит только на свету, так же как и процесс фосфорилирования, который также стимулирует активность ФЕП-карбоксилазы у C_4-растений (Nimmo, 2003; Izui et al., 2004).

Таким образом, было продемонстрировано принципиальное отличие регуляции ключевого фермента ФЕП-карбоксилазы при *САМ*-фотосинтезе, активность которого зависит от циркадного ритма и резко увеличивается в темновой период. В то же время при C_4-фотосинтезе ФЕП-карбоксилаза активно работает только на свету. Современные сравнительные исследования *САМ*-фотосинтеза и C_4-фотосинтеза позволяют отметить следующие принципиальные отличия (см. таблицу).

Перечисленные выше различия между *САМ*- и C_4-фотосинтезом означают, что принципиально невозможно существование переходных форм от C_4 к *САМ*, по-

САМ-фотосинтез	C_4-фотосинтез
1. ФЕП-карбоксилаза функционирует в темноте	1. ФЕП-карбоксилаза работает только на свету
2. Фермент фосфопротеинкиназа фосфорилирует ФЕП-карбоксилазу в темноте под влиянием циркадного ритма, образуя активную форму	2. Фермент фосфопротеинкиназа фосфорилирует ФЕП-карбоксилазу на свету, образуя активную форму
3. Место синтеза малата — цитоплазма, где функционируют сопряженно два фермента — ФЕП-карбоксилаза и НАДН-малатдегидрогеназа	3. ФЕП-карбоксилаза в цитоплазме образует щавелевую кислоту (ЩУК), которая транспортируется в хлоропласт клеток мезофилла и там с помощью НАДФН-малатдегидрогеназы превращается в малат
4. Малат из цитоплазмы путем активного транспорта направляется в вакуоль зеленых клеток	4. Малат транспортируется из хлоропластов клеток мезофилла в клетки обкладки
5. Декарбоксилирование малата происходит на свету в цитоплазме, митохондриях или хлоропластах в пределах одной зеленой клетки	5. Декарбоксилирование малата происходит в клетках обкладки в цитоплазме, хлоропласте или митохондрии
6. Процессы карбоксилирования и декарбоксилирования разобщены во времени суток и регулируются циркадным ритмом (чередование свет/темнота)	6. Процессы карбоксилирования и декарбоксилирования разобщены между двумя типами клеток и происходят только на свету

добно тому как показано наличие таких форм от C_3 к *САМ*. Еще до недавнего времени к числу принципиальных различий относилось наличие кранц-анатомии листа у C_4-растений, т. е. двух типов ассимилирующих клеток. Однако исследования последних лет (Voznesenskaya et al., 2003) продемонстрировали возможность осуществления C_4-фотосинтеза в пределах одной ассимилирующей клетки на основе диморфизма хлоропластов на примере *Borszczowia aralocaspica* и *Bienertia cycloptera* из сем. *Chenopodiaceae*. Ранее эти два вида относили к C_4/*САМ* переходным формам (Edwards et al., 2004). Более того, в цитируемом обзоре авторы отмечают, что аналогичная ситуация сложилась и в отношении высших водных растений, которые J. Keelly (1996) и U. Lüttge (2004) относят к *САМ*-растениям, а в реальности это типичные C_3- и C_4-растения, у которых также отмечается сочетание C_3- и C_4-фотосинтеза в одной клетке. Это показано экспериментально для 5 видов пресноводных высших растений, особенно детально из них изучена *Hydrilla verticillata* (Edwards et al., 2004).

Распространение *САМ*-фотосинтеза

U. Lüttge (2004) приводит следующие данные, касающиеся распространения *САМ*-фотосинтеза: сем. *Cactaceae* — 1500 видов, сем. *Agavaceae* — 300 видов, которые распространены в пустынных регионах и относятся к суккулентам. Это наиболее изученная группа. Автор также приводит сведения, касающиеся семейств *Orchidaceae* и *Bromeliaceae* — 10 700 видов, ареал которых — тропические дождевые леса. Изучение *САМ*-фотосинтеза бромелиевых начиналось с ананаса, культура которого имеет практическое значение (Crews et al., 1975). В обзоре 1994 г. C. Martin описывает экспериментальные данные, касающиеся распространения типов фотосинтетического метаболизма среди этого семейства — 76 видов типичные C_3-растения, 173 вида осуществляют *САМ*-фотосинтез или C_3 — *САМ*-, C_4-фотосинтез пока среди бромелиевых не обнаружен. Автор приводит детальный список видов этого семейства, где 120 видов из 173 относятся к эпифитам, а остальные — к наземным формам. Таким образом, за 20 лет достигнуты большие успехи в изучении не только особенностей метаболизма углерода, но и экологических аспектов распространения *САМ*-фотосинтеза (Martin, 1994).

Экологические факторы и *САМ*-фотосинтез

I. Углекислота

САМ-фотосинтез можно рассматривать как CO_2-концентрирующий механизм, так как ключевой фермент ФЕП-карбоксилаза имеет высокое сродство к CO_2 по сравнению с РУБИСКО, который функционирует в хлоропластах при C_3-фотосинтезе. Когда на свету идет декарбоксилирование малата, концентрация CO_2 внутри ассимилирующих клеток может увеличиваться в 3 раза (*Opuntia monocantha*, *Ananas comosus*) или даже в 60 раз (*Opuntia basilaris*) (Lüttge, 2002).

Увеличение внутриклеточной концентрации CO_2 на свету по сравнению с внешней концентрацией CO_2 в воздухе (0.03 %) имеет следующее функциональное значение.

1. Ключевой фермент хлоропласта (РУБИСКО) имеет низкое сродство к CO_2, поэтому чем выше внутриклеточная концентрация CO_2, тем интенсивнее идет C_3-фотосинтез.

2. Когда на свету «внутренняя» концентрация CO_2 увеличивается, это ведет к закрыванию устьиц и к экономному расходу воды. В темноте содержание CO_2 снижается, устьица открываются и «внешняя» CO_2 поступает в центры карбоксилирования зеленых тканей (Jewer et al., 1985).

Таким образом, углекислота в данном случае не только субстрат процесса фотосинтеза, но и выполняет регуляторную функцию в тонком механизме работы устьиц. Увеличение концентрации CO_2 внутри листа на свету (устьица закрыты) имеет другие последствия — в этой ситуации увеличивается внутриклеточная концентрация O_2, который активно выделяется из хлоропластов в ходе процесса фотосинтеза. На примере *Kalanchoë gastonis-bonnieri* было продемонстрировано 40%-ное увеличение концентрации O_2 (Spalding et al., 1979), что создает опасность образования в клетке реактивных форм кислорода. В реальности у растений с *CAM*-фотосинтезом развивается эффективная антиоксидантная система защиты, включая работу виолаксантинового цикла и группу специфических ферментов — аскорбатоксидазу, супероксиддисмутазу (Broetto et al., 2002).

II. Вода

У C_3-, C_4- и *CAM*-растений проводили в сравнительном нлане исследование коэффициента эффективности использования воды (КЭИВ), т. е. сколько молекул CO_2, поглощенной при фотосинтезе, приходится на моль H_2O, потерянной при испарении (Black, 1973). Оказалось, что этот показатель для *CAM*-растений (включая и обитателей пустынь, и дождевых лесов) самый высокий — $6—30 \cdot 10^{-3}$. В то время как для C_3-растений этот показатель равен $0.6—1.3 \cdot 10^{-3}$, для C_4-растений — $1.7—2.4 \cdot 10^{-3}$. Необходимо отметить, что самая высокая величина КЭИВ у *CAM*-растений коррелирует с малым числом устьиц на 1 $мм^2$ поверхности ассимилирующего органа — 25—30, у C_3 -растений — 200—250/$мм^2$, а для C_4-растений — 100/$мм^2$. В основе относительно высокой величины КЭИВ у *CAM*-растений лежит также специфическая структурная организация ассимилирующих органов, где на долю водозапасающей ткани (гидренхимы) может приходиться 50 % и более от всей биомассы. Она может находиться в субэпидермальном слое или занимать центральное положение. В условиях дефицита влаги эта ткань служит источником воды для ассимилирующих тканей хлоренхимы, этот процесс ремобилизации воды из запасающей ткани может продолжаться несколько недель (Shulte, Nobel, 1999). Существует предел: когда все растение теряет больше 50 % от общего запаса воды, оно умирает, но при этом гидренхима теряет 75—85, а хлоренхима только 15—25 %. Этот экспериментальный факт был показан на *Peperomia magnoliaefolia* (Schmidt, Kaiser, 1987). Защитные свойства и распределение воды между гидренхимой и фотосинтетически активиой хлоренхимой были продемонстрированы для *Agave deserti*, *Ferocactus acanthodes* (Tissue et al., 1991), *Opuntia ficus-indica* (Goldstein et al., 1991).

Все авторы, единодушно отмечая удивительные свойства *CAM*-растений выдерживать водный дефицит длительное время, подчеркивают жесткую необходимость периодического восполнения запасов воды в водоносных тканях или специальных резервуарах этих растений, которое происходит в период дождей.

III. Свет

Свет выполняет две функции в жизни *CAM*-растений: 1) источник энергии при фотосинтезе; 2) выступает в роли сигнального фактора в циркадном ритме при смене ночь/день.

Интенсивность фотосинтетически активной радиации (ФАР) в течение дня определяет скорость декарбоксилирования малата и выход его из вакуоли, ассимиляцию CO_2 в хлоропластах (Lüttge, 2002). ФАР определяет и степень накопления органических кислот в течение ночи, т. е. амплитуду осцилляций день/ночь.

Энергетические потребности для усвоения CO_2 при *САМ*-фотосинтезе выше, чем для C_3-фотосинтеза. Установлено, что при C_3 -фотосинтезе для усвоения 1 мол CO_2 надо 3 мол АТФ и 2 мол НАДФН, в случае *САМ*-фотосинтеза — на 1 мол CO_2 — 4.8 мол АТФ и 3.2 мол НАДФН. Эта разница обусловлена энергетическими тратами на синтез и активный транспорт малата в вакуоль (Winter, Smith, 1996). Можно полагать, что относительно высокие энергетические потребности могут лимитировать процесс фотосинтеза у *САМ*-растений, но он компенсирован тем, что на свету увеличивается концентрация CO_2 в цитоплазме в несколько раз, и активность РУБИСКО в хлоропластах также возрастает. Сопряженное взаимодействие факторов происходит как у *САМ*-растений открытых мест обитаний, так и у эпифитов с *САМ*-фотосинтезом, произрастающих под пологом дождевых лесов (Pierce et al., 2002).

Сигнальная функция света опосредована специфическими рецепторами — криптохромом (рецептор синего света) и фитохромом (рецептор красного света). Функционирование этих рецепторов обусловлено циркадным ритмом темнота/свет. Полагают, что они регулируют механизм работы устьиц и функцию ключевого фермента *САМ*-фотосинтеза — ФЕП-карбоксилазы. Пути передачи сигнала от этих рецепторов в зеленых клетках *САМ*-растений еще не изучены (Lüttge, 2004).

IV. Температура

Температура определяет интенсивность фотосинтеза опосредовано через функциональную активность ферментов и мембран. Исследования температурной зависимости активности ключевых ферментов при *САМ*-фотосинтезе in vitro обнаружили, казалось бы, парадоксальный факт — оптимальная температура процесса карбоксилирования была значительно ниже температуры, оптимальной для декарбоксилирования, в результате был сделан вывод, что ночная температура 15—20 °С наиболее благоприятна для ночной фиксации CO_2 (Buchanan-Bollig et al., 1984). Затем эти выводы подтвердились полевыми наблюдениями. Так, в обзоре, посвященном *САМ*-фотосинтезу у бромелиевых, отмечается, что наиболее благоприятный режим для *САМ*-фотосинтеза этих растений день/ночь 30/20° (Martin, 1994). В то же время у *Agave vilmoriniana* при температурном режиме день/ночь 20/10° поглотилось 92 % от общего углеродного баланса, а при режиме 40/30° — только 36 % (Nobel, McDaniel, 1988).

Температура — один из основных факторов, определяющих фитогеографическое распределение *САМ*-растений. H. Ellenberg (1981), подчеркивая широкую температурную амплитуду для произрастания стеблевых суккулентов, отмечал, что они не выдерживают мороза, а также обратил внимание на значительные отличия в температурных пределах устойчивости у кактусов и агав. Самая высокая температура (+74 °С) была зарегистрирована на почве в зоне произрастания кактусов (Nobel et al., 1986). Это самый высокий уровень температуры, отмеченный для среды обитания сосудистых растений. Высокая жароустойчивость этих растений обусловлена специфической устойчивостью процесса синтеза белков с участием особых «шоковых» белков с низким молекулярным весом (Kee, Nobel, 1986). Самая низкая температура (–10 °C) была отмечена для *Opuntia ficus-indica* и (–24 °C) для *O. humifusa* (Goldstein, Nobel, 1994). Эта особая холодоустойчивость позволяет кактусам достичь широт южной Канады и восточных районов США, где зимой такие температуры нередки.

V. Минеральное питание

Исследования минерального состава хлоренхимы у кактусов и агав показало, что уровень кальция, магния и марганца у них был выше, чем в листьях сельскохозяйственных растений (Nobel, Berry, 1985). Отмечался особенно высокий уровень содержания кальция у суккулентов; их отнесли к кальцетрофам. Полагают, что Ca^{++} может связывать отрицательно заряженные группы белков, липидов и уменьшать текучесть и проницаемость мембран (Benzadipour et al., 1998), а также связывать органические кислоты, регулируя их накопление и утилизацию (Winter, Smith, 1996).

Азот — один из важнейших минеральных элементов, необходимых для жизни растений. Высказывалась идея, что *САМ*-растения нуждаются в азоте меньше, чем C_3-растения. Однако интенсивные экспериментальные разработки показали, что некоторые виды, например *Mesembryanthemum crystallinum* и *Kalanchoë blossfeldiana*, при дефиците азота переходят от C_3-фотосинтеза на *САМ*. В то же время другие суккуленты при низких дозах азота в почве значительно снижали скорость роста и интенсивность *САМ*-фотосинтеза (Lüttge, 2004). Отмечается также видоспецифичность в отношении предпочтения разных форм азота — *Kalanchoë blossfeldiana* предпочитает азот в виде NO_3^-, *Clusia minor* — NH_4^+ (Lüttge, 2004). *САМ*-виды из семейства бромелиевых (и эпифиты, и наземные формы) лучше утилизируют ионы NH_4^+, т. е. более восстановленную форму азота (Fernandes et al., 2002). В отношении высоких концентраций NaCl в почве высказывалась идея, что суккуленты можно отнести к галофитам (Ellenberg, 1981). Однако более детальные исследования показали, что *САМ*-виды обладают высокой чувствительностью к засолению (Nobel, Berry, 1985), избегая солевого стресса в зоне обитания. Единственным исключением является *Mesembryanthemum crystallinum*, который на фоне высокой концентрации NaCl (500 mM) переходит от C_3-фотосинтеза к *САМ*-, т. е. проявляется индуцибельный эффект на уровне транскрипции, а именно происходит индукция экспрессии генов, ответственных за синтез ферментов *САМ*-фотосинтеза (Meyer et al., 1990).

В заключение отметим, что при описании влияния ведущих экологических факторов на *САМ*-фотосинтез необходимо принимать во внимание сложный процесс взаимодействия этих факторов в реальных местах обитания растений, где они могут играть роль агентов, ограничивающих или, наоборот, стимулирующих продукционный процесс у *САМ*-растений. Если сравнить суточную продуктивность растений (прирост в г сухой биомассы на 1 $м^2$ в сутки) с различным типом фотосинтетического метаболизма, то C_4-растения имеют самую высокую величину — 400—500 г, C_3-растения занимают промежуточное положение — 20—200 г, а *САМ*-виды обладают самой низкой продуктивностью — 1.5—1.8 г (Lüttge, 2004). Тем не менее *САМ*-фотосинтез является одним из ведущих звеньев в комплексе адаптивных функциональных и морфологических признаков, обеспечивающих выживание и большое видовое разнообразие растений в пустынях и в дождевых тропических лесах.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Эдвардс Дж., Уокер Д. Фотосинтез C_3- и C_4-растений, механизмы и регуляция. М., 1986. 590 с.

Bassham J. A., Calvin M. The path of carbon in photosynthesis. N. Y., 1957. 104 p.

Behzadipour M., Ratajczak R., Faist K. et al. Phenotypic adaptation of tonoplast fluidity to growth temperature in the *CAM* plant *Kalanchoë daigremontiana* Ham. ET Per. is accompanied by changes in the membrane phospholipids and protein composition // J. Membrane. Biol. 1998. Vol. 166. P. 61—70.

Bennet-Clark T. The role of organic acids in plant metabolism // New Phytol. 1933. Vol. 32. P. 37—71.

Black C. C. Photosynthetic carbon fixation in relation to net CO_2 uptake // Annual Review of Plant Physiology, 1973. Vol. 24. P. 253—286.

Broetto F., Lüttge U., Ratajczak R. Influence of light intensity and salt-treatment on mode of photosynthesis and enzymes of the antioxidative response system of *Mesembryanthemum crystallinum* L. // Functional Plant Biology. 2002. Vol. 29. P. 13—23.

Buchanan-Bollig I. C., Kluge M., Müller D. Kinetic changes with temperature of phosphoenolpyruvate carboxylase from a *CAM* plant // Plant, Cell and Environment. 1984. Vol. 7. P. 63—70.

Cockburn W. Variation in photosynthetic acid metabolism vascular plants: CAM and related phenomena // New Phytol., 1985. Vol. 101. P. 3—24.

Crews C., Vines H., Black C. Postillumination burst of carbon dioxide in Crassulacean acid metabolism plants // Plant Physiology. 1975. Vol. 55. P. 652—657.

Edwards G., Franceschi V., Voznesenskaya E. Single-Cell C_4 Photosynthesis versus the Dual-Cell (Kranz) Paradigm // Ann. Rev. Plant. Biol. 2004. Vol. 55. P. 173—196.

Ellenberg H. Ursachen des Vorkommens und Fehlens von Sukkulenten in den Trockengebieten der Erde // Flora. 1981. Vol. 171. P. 114—169.

Fernandes J., Chaloub R., Reinert F. Influence of nitrogen supply on the photoprotective response of *Neoregelia cruenta* under high and low light intensity // Functional Plant Biology. 2002. Vol. 29. P. 757—762.

Goldstein G., Nobel P. Water relations and low temperature acclimation for cactus species varying in freezing tolerance // Plant Physiology. 1994. Vol. 104. P. 675—681.

Goldstein G., Ortega J., Nerd A., Nobel P. Dial patterns of water potential components for the crassulacean acid metabolism plant *Opuntia ficus-indica* when well-watered or droughted // Plant Physiology. 1991. Vol. 95. P. 274—280.

Hatch M., Slack C. Photosynthesis by sugarcane leaves. A new carboxylation reaction and the pathway of sugar formation // Biochem. Journal. 1966. Vol. 101. P. 103—111.

Izui K., Matsumara H., Furumoto T., Kai Ya. Phosphoenolpyruvate Carboxylase: a New Era of Structural Biology // Ann. Rev. Plant. Biol. 2004. Vol. 55. P. 69—84.

Jewer P., Neales T., Incoll L. Stromatal responses to carbon dioxide of isolated epidermis from a C_3 plant, the Argenteum mutant of *Pisum sativum* L. and a crassulacean-acid-metabolism plant *Kalanchoë daigremontiana* Hamet et Perr // Planta. 1985. Vol. 164. P. 495—500.

Kee S., Nobel P. Concomitant changes in high temperature tolerance and heat-shock proteins in desert succulents // Plant Physiology. 1986. Vol. 80. P. 596—598.

Keeley J. C_4 Photosynthesis modifications in the evolutionary transition from land to water in aquatie grasses // Oecologia. 1998. Vol. 116. P. 85—97.

Kortshack H., Hartt C., Burr G. Carbon dioxide fixation in sugarcane leaves // Plant Physiology. 1965. Vol. 40. P. 203—213.

Lüttge U. CO_2 — concentrating: consequences in crassulacean acid metabolism // J. Exp. Bot., 2002. Vol. 53. P. 2131—2142.

Lüttge U. Ecophysiology of Crassnlacean Acid Metabolism (*CAM*) // Ann. Bot. 2004. Vol. 93. P. 629—652.

Lüttge U., Smith J. Mechanism of passive malic-acid efflux from vacuoles of the CAM plant *Kalanchoë daigremontiana* // J. Membr. Biol. 1984. Vol. 81. P. 149—158.

Martin C. Physiological Ecology of the *Bromeliaceae* // Bot. Rev. 1994. Vol. 60. P. 1—82.

Meyer G., Schmitt J., Bohnert H. Direct screening of a small genome: estimation of the magnitude of plant gene expression changes during adaptation to high salt // Molecular and General Genetics. 1990. Vol. 224. P. 347—356.

Nimmo H. Control of the phosphorylation of phosphoenolpyruvate carboxylase in higher plants // Arch. Biochem. Biophys. 2003. Vol. 414. P. 189—196.

Nobel P., Berry W. Element responses of agaves // Amer. J. Bot. 1985. Vol. 72. P. 686—694.

Nobel P., Geller G., Kee S., Zimmerman A. Temperatures and thermal tolerances for cacti exposed to high temperatures near the soil surface // Plant, Cell and Enviromment. 1986. Vol. 9. P. 279—287.

Nobel P., McDaniel R. Low temperature tolerances, nocturnal acid accumulation, and biomass increases for seven species of agaves // J. Arid Environ. 1988. Vol. 15. P. 147—155.

Osmond C. Crassulacean acid metabolism: a curiosity in context // Ann. Rev. Plant. Physiol. 1978. Vol. 29. P. 379—414.

Pierce S., Winter K., Griffiths H. The role of *CAM* in high rainfall cloud forests: an *in situ* comparison of photosynthetic pathways in *Bromeliaceae* // Plant, Cell and Environment. 2002. Vol. 25. P. 1181—1189.

Schmidt J., Kaiser W. Response of the succulent leaves of *Peperomia magnoliaefolia* to dehydration. Water relations and solute movement in chlorenchyma and hydrenchyma // Plant Physiol. 1987. Vol. 83. P. 190—194.

Schulte P., Nobel P. Responses of a *CAM* plant to drought and rainfall: capacitance and osmotic pressure influences on water movement // J. Experim. Bot. 1989. Vol. 40. P. 61—70.

Spalding M., Stumpf D., Ku M., Burris R., Edwards G. Crassulacean acid metabolism and diurnal variations of internal CO_2 and O_2-concentrations in *Sedum praealtum* DC. // Austral. J. Plant Physiol. 1979. Vol. 6. P. 557—567.

Thomas M., Beevers H. Physiological studies on acid metabolism in green plants. II. Evidence of CO_2 fixation in *Bryophyllum* and the study of diurnal fluctuation of acidity in this genus // New Phytol. 1949. Vol. 48. P. 421—427.

Tissue D., Yakir D., Nobel P. Diel water movement between parenchyma and chlorenchyma of two desert *CAM* plants under dry and wet conditions // Plant, Cell and Enviroment. 1991. Vol. 14. P. 407—413.

Voznesenskaya E., Franceschi V., Kiirats O., Freitag H., Edwards G. Kranz anatomy is not essential for terrestrial C_4 plant photosynthesis // Nature. 2001. Vol. 414. P. 543—546.

Winter K., Smith J. (eds). Crassulacean acid metabolism. Biochemistry, ecophysiology and evolution. Ecological Studies. 1996. Vol. 114.

Wyka T., Bohn A., Duarte H., Kaiser F., Lüttge U. Perturbations of malate accumulation and the endogenous rhythms of gas exchange in the Crassulacean acid metabolism plant *Kalanchoë daigremontiana*: testing the tonoplast-as-oscillator model // Planta. 2004. Vol. 219. P. 705—713.

SUMMARY

There are three types of carbon metabolism during the photosyntheis: C_3-photosynthesis, C_4-photosynthesis and *CAM*-photosynthesis. The *CAM*-photosynthesis was first described for species of the family *Crassulaceae*, which have a specific organic acid metabolism, *CAM* is an abbreviation of «crassulacean acid metabolism».

The main distinctions of this type of photosynthesis are as follows: 1) in the night, the uptake of CO_2 via open stomata and synthesis of malate, the latter being transported rather actively to a vacuole; 2) in the daytime, the remobilization and decarboxylation of malate in the cytosol. The evolved CO_2 is reassimilated by chloroplasts in the Calvin cycle — during C_3-photosynthesis, where the formation of carbohydrates occurs. Thus the unique phenomenon of the *CAM*-photosynthesis is that the assimilation of CO_2 by green organs of succulents is observed in the night in contrast of green leaves of C_3-plants, which in the night evolve CO_2 during the dark respiration.

The effect of CO_2, H_2O, light, temperature and nutrients on the *CAM*-photosynthesis in different plants is discussed. The biomass productivity of wild *CAM*-plants is lower as compared with that of C_3- and C_4-plants. The *CAM*-photosynthesis is a very important component of a strategy for stress survival not only in deserts, but also in rainforests.

УДК 581.3

© И. И. Шамров

ТРАНСПОРТ МЕТАБОЛИТОВ И ВОЗМОЖНЫЕ ПРИЧИНЫ ОБРАЗОВАНИЯ АБЕРРАНТНЫХ СЕМЯЗАЧАТКОВ

I. I. SHAMROV. METABOLITE TRANSPORT AND POSSIBLE FACTORS OF ABERRANT OVULE FORMATION

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234-45-12
E-mail: shamrov@is8305.spb.edu
Поступила 16.05.2005

Выявлен комплекс признаков-маркеров для диагностики аберрантных семязачатков и семян. К ним относятся различного рода отклонения в развитии и строении (изменение морфологического типа и соотношения размеров элементов семязачатка, изменение динамики развития и накопления веществ в тканях, преждевременная дегенерация, отсутствие или образование дополнительных структур), а также нарушения в транспорте метаболитов. Рассмотрены возможные пути поступления и перераспределения веществ в развивающихся семязачатках и семенах.

Ключевые слова: семязачаток, семя, нарушения в строении и развитии, транспорт метаболитов.

На основании детальных исследований семязачаток можно охарактеризовать с позиций ряда принципов организации, основными из которых являются принципы поливариантности развития, пространственно-временно́й координации, происхождения, расположения, назначения и конкурентного развития дублирующих структур. Использование системного подхода дает возможность изучать структуры развивающегося семязачатка в динамике и во взаимосвязи с окружающими тканями завязи. При этом выявленные принципы организации позволяют диагностировать особенности строения семязачатка с самых ранних стадий (Shamrov, 1998; Шамров, 1999б), что особенно важно при изучении влияния неадекватных факторов внешней среды на репродуктивные процессы.

Выявление закономерностей морфогенеза семязачатка приобретает особую актуальность для семеноводства при создании генетико-селекционных программ. Их значимость особенно выявляется при анализе аберрантных семязачатков, наличие которых приводит к снижению реальной семенной продуктивности. Аберрантные семязачатки и семена, обнаруженные у растений с преимущественно многосемянными плодами, характеризуются прежде всего отклонениями в развитии структур и изменениями путей метаболизма в различных тканях. Так, при нарушении принципа пространственно-временно́й координации семязачатки с аномалиями отличаются от фертильных меньшими размерами (*Oxalis magnifica* — Guth, Weller, 1986; *Saxifraga cernua* — Капралов, Кутлунина, 2005). Их возникновение может быть связано с изменением соотношения размеров интегументов и нуцеллуса — увеличением размеров интегументов и уменьшением нуцеллуса (*Phytolacca americana* — Mikesell, 1988), остановкой роста зародышевого мешка в длину (*Prunus avium* — Tukey, 1933).

При изучении 3 генотипов *Ulmus minor*, клонов из разных областей Испании (López-Almansa et al., 2004) было выявлено, что у генотипа P-VV1 семена развиваются без отклонений, при этом запасные вещества накапливаются в клетках зародыша. У растений генотипов V-JR1 и M-SF1 обнаружены аномалии при формировании эндосперма, отсутствие запасных веществ в зародыше, что приводит к его гибели (у генотипа V-JR1 нарушения начинаются после стадии глобулярного зародыша, а у генотипа M-SF1 — после сердечковидной стадии), при этом в клетках эндосперма очень рано начинают откладываться ШИК-положительные гранулы.

Аберрантные семязачатки могут быть диагностированы по изменению морфологического типа (с анатропного в норме — на ортотропный), наличию асимметричного интегумента, который не полностью окружает нуцеллус, по отсутствию микропиле или формированию слишком широкого микропиле (*Rhododendron nutallii* — Palser et al., 1990). У мутантных растений *Arabidopsis thaliana* вместо двух интегументов развивается единственная лопастная структура (мутант *bel* 1 — Robinson-Beers et al., 1992) или нарушается нормальное развитие наружного интегумента, который остается в зачаточном состоянии, поскольку в семязачатке вместо эпидермальных инициалей дифференцируются субэпидермальные инициали (мутант *ino* — Baker et al., 1997). Абортирование семязачатков может вызываться разрастанием нуцеллуса и выходом его за пределы микропиле (*Saxegotheca conspicua* — Noren, 1908; *Rosa* sp., *Cerasus vulgaris* — Савченко, 1959), дегенерацией фуникулуса (*Pistacia vera* — Grundwag, Fahn, 1969; Bradley, Crane, 1975; Shuraki, Sedgley, 1996) или халазы (*Persea americana* — Steyn et al., 1993). Обнаружены так называемые овулоиды, состоящие только из клеток наружного и внутреннего интегументов (*Eucalyptus woodwardii* — Sedgley, 1989) или интегумента и остатков халазы (виды *Vaccinium* — Bell, 1957; Eaton, Jamont, 1966; Stushnoff, Palser, 1969; Анисимова, 1997). В последнем случае в аберрантных семязачатках выявлены изменения во времени начала дегенерации нуцеллуса. В фертильных семязачатках этот процесс происходит на 2- или 4-ядерной стадии развития зародышевого мешка, тогда как в аберрантных — время дегенерации смещалось на 8-ядерную стадию и даже на период после опыления. По мнению ряда авторов (Hall et al., 1966), длительное сохранение нуцеллуса и сопутствующие процессы преждевременной деструкции интегумента ответственны за женскую стерильность у некоторых клонов *Vaccinium angustifolium*. У *V. myrtillus* в отличие от *V. angustifolium* в условиях промышленного загрязнения процессы дегенерации структур семязачатка смещены на самые ранние стадии (образование тетрад мегаспор) и в таких семязачатках формируется 2-слойный эндотелий вместо 1-слойного, а оболочки клеток гипостазы и интегументальной паренхимы лигнифицируются. Кроме того, в клетках экзотесты преждевременно накапливается слизь (Shamrov, Anisimova, 2003b).

Аберрантные семязачатки *Paeonia lactiflora* еще до оплодотворения характеризуются целым комплексом признаков-маркеров: увеличением числа слоев и гипертрофией клеток интегументального тапетума и апикальной части внутреннего интегумента, преждевременной дегенерацией нуцеллуса в микропилярной и средней частях семязачатка, преждевременным накоплением таннинов в клетках наружной эпидермы наружного интегумента, изменением строения клеток плацентарного обтуратора (Шамров, 1997a). Разрастание интегументального тапетума, проявляющееся в увеличении числа слоев, характерно для *Helianthus annuus* (Савченко, 1959). У *Saxifraga cernua* стерильные семязачатки отличаются от фертильных недоразвитием и дегенерацией нуцеллуса и интегументов, а также отсутствием сформированного микропиле (Капралов, Кутлунина, 2005). В неоплодотворенных семязачатках *Daphne arbuscula* признаки деструкции тканей и клеток обнаруживаются сначала во внутреннем интегументе и нуцеллусе вблизи проводящего пучка, при этом отмечается преждевременная лигнификация клеточных оболочек гипостазы. Затем в этот процесс включается наружный интегумент, в котором имеется проводящий пучок, идущий из фуникулуса (Erdelská, 1999).

Очень часто аберрантные семязачатки и семена характеризуются процессами деструкции начиная с ранних стадий развития. Дегенерации могут подвергаться мегаспороциты, мегаспоры и зародышевые мешки, при этом в последних выявлены нарушения синтеза крахмала в центральной клетке (*Medicago*, *Trifolium* — Bingham, Hawkins-Pfeiffer, 1984; Орёл и др., 1985; Огородникова, 1989; Зимницкая, 1992; Казачковская, 1992; Полюшкина, 1993). В аберрантных семязачатках одних видов (*Paeonia anomala* — Яковлев, Иоффе, 1965) еще до оплодотворения отмечено недоразвитие зародышевых мешков, у других — отсутствие в них клеткообразования (*Eucalyptus woodwardii* — Sedgley, 1989) или полная дегенерация клеток (*E. cinerea* — Полунина, 1957, 1963). После оплодотворения деструкции подвергается зародыш (мутанты *Arabidopsis thaliana* — Meinke, 1982) либо зародыш и/или эндосперм (виды *Vaccinium* — Bell, 1957; Eaton, Jamont, 1966; Stushnoff, Palser, 1969; Анисимова, 1997). В аберрантных семязачатках *Paeonia lactiflora* зародышевые мешки, как правило, дегенерируют до оплодотворения (Шамров, 1997а). Реже встречаются зародышевые мешки (вхождения пыльцевых трубок в них не обнаружено), в которых отдельные клетки (яйцеклетка, синергиды) проявляют способность к апомиксису (партеногенез, синергидная апогаметия).

Признаками, представляющими ценность для диагностики аберрантных семязачатков, могут быть не только отклонения в их строении, но и специфика метаболизма в отдельных тканях. В связи с этим был проведен анализ имеющихся данных по особенностям поступления веществ в развивающийся семязачаток в норме и под влиянием различных факторов.

Пути поступления веществ в развивающийся семязачаток

Интегрирующей величиной существования семязачатка как системы является характер поступления в него питательных веществ. Транспорт метаболитов в развивающемся семязачатке включает их поступление по проводящей системе из плаценты в репродуктивные и соматические ткани, а также перераспределение в процессе развития через систему специализированных тканей (гипостаза, подиум, постамент, интегументальный тапетум, гаустории).

Координация процессов роста, дифференциации и метаболизма в семязачатке обеспечивается на разных уровнях организации тремя типами транспорта, как и в растении в целом (Курсанов, 1976; Лютге, Хигиниботам, 1984): 1) между тканями семязачатка и плацентой — дальний транспорт; 2) между клетками различных тканей — короткодистантный, или средний; 3) между органеллами каждой клетки — внутриклеточный, или ближний.

Дальний транспорт осуществляется посредством флоэмы и ксилемы. По фуникулярному проводящему пучку, оканчивающемуся у большинства растений в халазе, реже продолжающемуся в интегументы (*Campanulaceae*, *Magnoliaceae*, *Paeoniaceae*), осуществляется трофическая связь семязачатка с плацентой (Kühn, 1928). У ряда высокоспециализированных таксонов эта связь обеспечивается средним типом транспорта либо по тяжам прокамбиальных клеток (*Buddlejaceae*, *Caprifoliaceae*, *Gentianaceae*), либо по системе клеток всех тканей фуникулуса (*Gesneriaceae*, *Orchidaceae*). В этом случае пластические вещества из плацентарных проводящих пучков преимущественно симпластически перемещаются в структуры семязачатка. В сформированном семязачатке короткодистантный тип транспорта метаболитов характерен прежде всего для нуцеллуса, халазы, паренхимы интегумента, клетонные стенки которых являются тонкими и пронизаны многочисленными плазмодесмами. Существует мнение, что плазмодесмы располагаются часто там, где осуществляется интенсивный транспорт (Robards, Lucas, 1990), а первичной причиной их образования в ходе цитокинеза является поступление ассимилятов в делящиеся клетки по единой распределительной сети (Гамалей, 1994). В эпидерме интегументов плазмодесмы имеются только на радиальных стенках клеток, вследствие чего движение веществ идет послойно (Mogensen, 1973; Wilms, 1980; Belyaeva, 1983; Беляева, Полюшкина, 1984, и др.). Ближний транспорт осуществляется в каждой клетке семязачатка посредством клеточных органелл.

В семязачаток вещества поступают преимущественно из цветоложа, стенки завязи и плаценты. Они выявляются прежде всего в халазе, поскольку здесь у многих таксонов оканчивается проводящий пучок, а затем перемещаются в различные репродуктивные и соматические ткани семязачатка. Метаболиты могут накапливаться в течение определенного времени в нуцеллусе и интегументах, а в дальнейшем снова поступать в халазу (Buell, 1952; Coe, 1954; Mogensen, 1973; Bhandari et al., 1980, 1985; Tilton, Lersten, 1981, и др.).

В семязачатках с интегументальным тапетумом в клетках последнего синтезируются различные физиологически активные вещества, которые непосредственно поступают в халазу. Кроме того, под действием гидролитических ферментов (амилазы, протеазы), секретируемых клетками интегументального тапетума, может происходить разрушение смежных клеток паренхимы интегумента, после чего продукты гидролиза перемещаются также в халазу (Цингер, 1958; Newcomb, 1973a, b; Van Went, 1989, и др.).

Передвижение веществ из халазы к развивающимся спорогенным и гаметофитным структурам осуществляется посредством различных специализированных тканей, среди которых важная роль принадлежит гипостазе (Lonay, 1922; Цингер, 1958; Malik, Vermani, 1975; Tilton, 1980b; Tilton et al., 1984; Шамров, 1990, 1999б, 2002; Shamrov, 1991, 1992; Von Teihman, Von Wyk, 1991; Nath, 1993; Шамров, Анисимова, 1993а, б; Batygina, Shamrov, 1999, и др.). Положение гипостазы в основании нуцеллуса и интегументов и ее контакт с проводящей системой семязачатка свидетельствуют о том, что она, вероятно, является своеобразным распределителем питательных веществ в семязачатке и обеспечивает метаболитами как репродуктивные структуры, так и нуцеллус, и интегументы. В типичных тенуинуцеллятных семязачатках гипостаза непосредственно граничит с зародышевым мешком. В крассии медионуцеллятных семязачатках вещества в зародышевый мешок поступают из гипостазы либо через центральную часть подиума (*Ceratophyllaceae*, *Juncaceae* — Shamrov, 1992; Шамров, Анисимова, 1993а; Шамров, 1997б), либо через постамент (*Fagaceae*, *Grossulariaceae*, некоторые представители *Orchidaceae* — Mogensen, 1973; Шамров, Никитичева, 1992; Шамров, 1998). В семязачатках некоторых растений различные структуры (синергиды, антиподы, эндосперм, суспензор и др.) формируют гаустории, клетки которых имеют гипертрофированные ядра и плотную цитоплазму. Они поглощают питательные вещества из соседних тканей и снабжают ими развивающийся зародышевый мешок, а в дальнейшем — эндосперм и зародыш (Subramanyam, 1949; Arekal, 1963; Maheshwari, Kapil, 1966; Masand, Kapil, 1966; Philipson, 1981; Nikiticheva, 1983; Mikesell, 1990; Johri et al., 1991, и др.).

Существует несколько подходов к изучению механизмов транспорта веществ в семязачатке. В одном из них используются красители-флуорохромы (Mogensen, 1981b; Zhang Zhen-jue, Zheng Guo-ji, 1988; Wang, Fisher, 1994) или радиоактивные изотопы (Сое, 1954) для того, чтобы проследить апопластический или симпластический пути транспорта. Другой подход основан на применении гистохимических и иммунохимических реакций (Willemse, Bednara, 1979; Шамров, 1990; Ho et al., 1991; Sung et al., 1994; Wittich, 1998).

В большинстве работ, имеющихся в литературе, транспорт веществ рассматривается либо на отдельных стадиях, либо когда все структуры семязачатка уже сформированы (см.: Subramanyam, 1960a, b; Johri, 1962; Masand, Kapil, 1966; Willemse, Van Went, 1984; Шамров, 1994, и др.).

В тенуинуцеллятном семязачатке *Linaria bipartita* в фуникулусе дифференцируются удлиненные тонкостенные клетки, по которым вещества, достигнув халазы, транспортируются в зародышевый мешок через его халазальный полюс. Часть метаболитов в зародышевый мешок, возможно, проникает с микропилярного полюса через интегументальный тапетум (Kallarackal, Bhatnagar, 1981).

В крассинуцеллятном семязачатке видов *Oenothera* клетки нуцеллуса, особенно париетальной ткани, в период мегаспорогенеза и раннего развития зародышевого мешка заполняются крахмалом до тех пор, пока в клетках, расположенных в основании внутреннего интегумента (вероятно, это клетки гипостазы), не накапливаются хроматические вещества, блокирующие дальнейшее поступление веществ (Ishikawa, 1918). У *Agave parryi* главный путь поступления метаболитов в зародышевый мешок лежит через халазальную область семязачатка и постамент из хорошо развитого фуникулярного проводящего пучка. Не исключено также передвижение веществ, накопленных ранее в нуцеллусе (Tilton, Mogensen, 1979).

В крассинуцеллятном семязачатке *Gasteria verrucosa* в период мегаспорогенеза в нуцеллусе отмечается полярность в накоплении различных веществ. В клетках нуцеллуса под развивающимся мегаспороцитом (далее тетрадой мегаспор) выявляются белки, пероксидаза, кислая фосфотаза, липофильные вещества. Постепенно они обнаруживаются в функционирующей мегаспоре, тогда как в остальных мегаспорах, особенно в микропилярной, аккумулируются иные вещества — эстераза, гликолипиды, основная фосфатаза (Willemse, Bednara, 1979). Биохимическое исследование показало, что у этого вида во время мегаспорогенеза слабый поток растворимых сахаров во все ткани семязачатка сменяется их направленным интенсивным потоком в нуцеллус и зародышевый мешок (Willemse, Franssen-Verhejen, 1983).

Согласно исследованию P. Wittich (1998), у *Gasteria verrucosa* и *Zea mays* на ранних стадиях развития семязачатка разгрузка метаболитов из проводящего пучка происходит в халазе и затем они входят в нуцеллус в направлении халазальной (функционирующей) мегаспоры тетрады. У семязачатка *G. verrucosa* во время развития зародышевого мешка происходит изменение в направлении потока веществ в сторону микропилярной части нуцеллуса, так как формирующаяся гипостаза с лигнифицированными клеточными стенками представляет барьер для апопластического поступления веществ в зародышевый мешок через халазу. У *Z. mays*, как считает автор, гипостаза не формируется, и поступление веществ из нуцеллуса в зародышевый мешок становится возможным по всем направлениям.

В крассинуцеллятном семязачатке *Quercus gambelii* основной путь транспорта веществ связан с поступлением их из наружного интегумента в халазу, а затем через постамент в зародышевый мешок (Mogensen, 1973). У *Zephyranthes rosea* и *Lagenaria vulgaris* одна часть метаболитов из халазы идет в интегументы. Затем из внутреннего интегумента они непосредственно или через систему клеток нуцеллуса проходят в зародышевый мешок. Другая часть вещества из халазы поступает

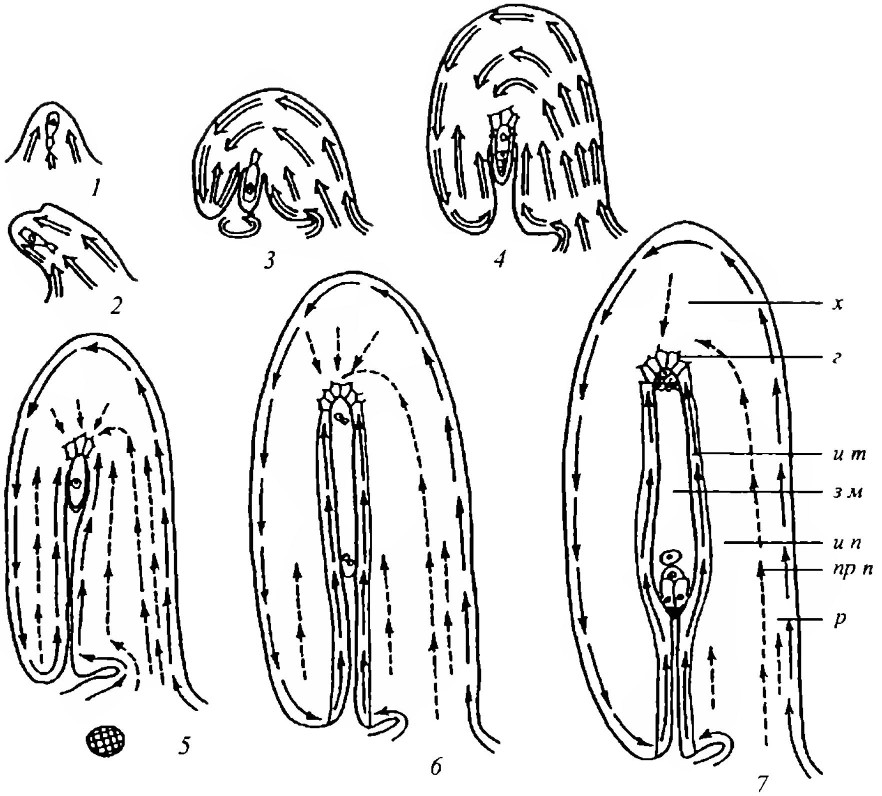


Рис. 1. Возможные пути поступления веществ в тенуинуцеллятный семязачаток *Gentiana cruciata* (по: Шамров, 1990).

1—7 — стадии развития семязачатка. Стрелка — преимущественно N-метаболиты, пунктирная стрелка — преимущественно С-метаболиты, двойная стрелка — N- и С-метаболиты одновременно. *г* — гипостаза, *з м* — зародышевый мешок, *и п* — интегументальная паренхима, *и т* — интегументальный тапетум, *пр п* — проводящий пучок, *р* — рафе, *х* — халаза.

в гипостазу и нуцеллус и в дальнейшем во все клетки зародышевого мешка (Malik, Vermani, 1975). По результатам авторадиографического исследования у *Zephyranthes drummondii* большинство веществ в сформированном семязачатке, обходя гипостазу, аккумулируется в нуцеллусе и затем используется во время развития эндосперма и зародыша (Coe, 1954).

У *Spinacia oleracea* на ранних стадиях вещества из халазы поступают в интегумент и нуцеллус, при этом в развивающийся зародышевый мешок только из базальной области нуцеллуса. Перед оплодотворением они, по-видимому, перестают транспортироваться в зародышевый мешок вследствие сильного разрастания халазальной части нуцеллуса в связи с преобразованием анатропного семязачатка в амфитропный (Wilms, 1980).

В качестве показателя направленности транспорта метаболитов нами предлагается использовать динамику пластических веществ в отдельных тканях семязачатка. Изменения в характере поступления веществ происходят во время стадий структурно-функциональной перестройки (критических стадий) и коррелятивно связаны с типом семязачатка и строением его отдельных элементов (Shamrov, Anisimova, 2003a). Результаты гистохимического исследования свидетельствуют о том, что во время дифференциации археспориальной клетки предшественники нуклеи-

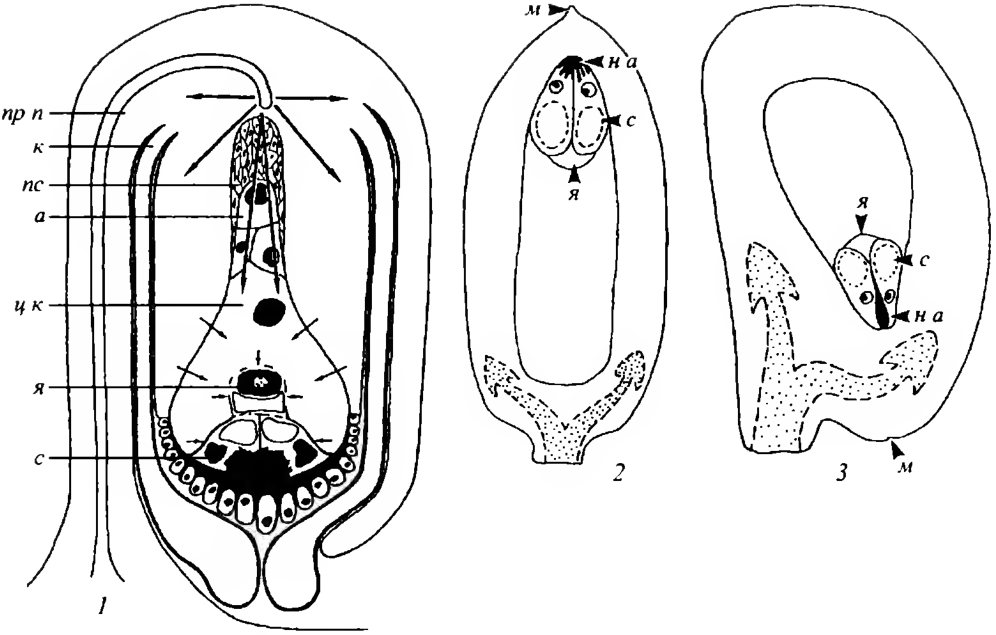


Рис. 2. Пути поступления веществ в семязачатки различных растений.

1 — поступление метаболитов из проводящего пучка через постамент (гипостазу, согласно представлениям авторов) и далее антиподы у *Agave parryi* (большие стрелки); возможно и вхождение веществ из клеток нуцеллуса через центральную клетку (маленькие стрелки); вокруг внутреннего интегумента, а также в основании интегументов и нуцеллуса формируется мощный слой кутикулы (по: Tilton, Mogensen, 1979); *2*, *3* — основные пути передвижения ураинна в семязачатке *Polygonum capitatum* и *Nicotiana tabacum* (по: Mogensen, 1981b). *а* — антипода, *к* — кутикула, *м* — микропиле, *н а* — нитчатый аппарат, *пс* — постамент, *с* — синергида, *ц к* — центральная клетка, *я* — яйцеклетка. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

новых кислот, белков, полисахаридов имеются в плаценте и, вероятно, поступают во все ткани примордия семязачатка (Шамров, 1990, 1999а; Anisimova, Shamrov, 1992; Shamrov, 1992, 2000; Шамров, Никитичева, 1992; Шамров, Анисимова, 1993а).

До образования тяжей прокамбиальных клеток (например, в крассинуцеллятном семязачатке *Luzula pedemontana* на стадии сформированного мегаспороцита, а в тенуинуцеллятном семязачатке *Gentiana cruciata* — после завершения мегаспорогенеза) метаболиты продолжают поступать во все формирующиеся структуры и накапливаются в них в больших количествах. В крассинуцеллятном семязачатке *L. pedemontana* в период мегаспорогенеза как ранее накопленные, так и вновь поступающие вещества преимущественно расходуются. Это, вероятно, связано с процессами роста и интенсивными делениями клеток в местах формирования структур семязачатка, отложением каллозы в мегаспороците и возникающих мегаспорах. Однако с началом развития зародышевого мешка, когда формируются подиум и проводящий пучок с элементами флоэмы и ксилемы, метаболиты вновь накапливаются в соматических тканях семязачатка.

В тенуинуцеллятном семязачатке *G. cruciata* с началом образования зародышевого мешка, когда разрушается нуцеллус и формируются тяжи прокамбиальных клеток и интегументальный тапетум, происходит перераспределение в поступлении метаболитов. Как по прокамбиальным клеткам из плаценты, так и из большинства соматических тканей семязачатка вещества перемещаются в зародыше-

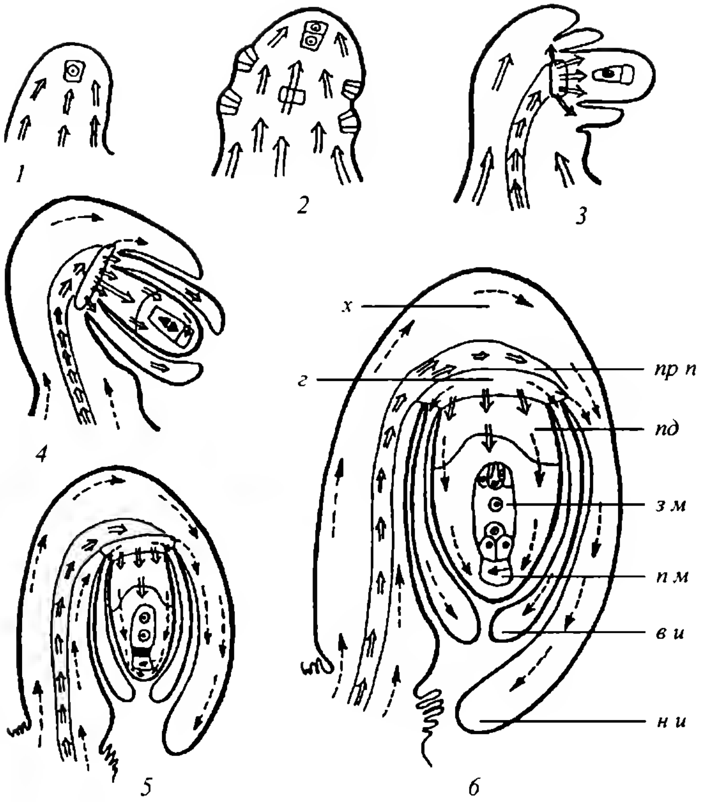


Рис. 3. Возможные пути поступления веществ в крассинуцеллятный семязачаток *Luzula pedemontana* (по: Шамров, Анисимова, 1993б).

1—6 — стадии развития семязачатка. *в и* — внутренний интегумент, *н и* — наружный интегумент, *пд* — подиум. *п т* — париетальная ткань. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1 и 2.

вый мешок, о чем свидетельствует увеличение в нем крахмала и белков. В крассинуцеллятном семязачатке *L. pedemontana* эта особенность выявляется только после оплодотворения: к стадии раннего глобулярного зародыша вещества начинают поступать преимущественно в зародыш и эндосперм.

В медионуцеллятном семязачатке *Gagea stipitata*, характеризующимся хорошо развитым проводящим пучком, в течение мейоза и на ранних стадиях формирования зародышевого мешка ассимилляты из проводящего пучка аккумулируются в большинстве структур семязачатка. В процессе завершения мегагаметогенеза вещества исчезают из интегументов, рафе и фуникулуса, однако основной поток метаболитов в зародышевый мешок продолжает осуществляться через проводящий пучок, о чем свидетельствуют высокие уровни содержания белков и декстринов в халазе. Как накопившиеся ранее в тканях, так и вновь поступающие через проводящий пучок метаболиты, затем обнаруживаются на пути следования в зародышевый мешок — в гипостазе и центральной части постаменто-подиума (Шамров, 1999а).

Во время мегаспорогенеза в медионуцеллятном семязачатке *Gymnadenia conopsea*, в котором не дифференцируется ни проводящий пучок, ни прокамбиальные клетки, метаболиты из плаценты аккумулируются в большинстве тканей семязачатка. Однако с началом развития зародышевого мешка и особенно после деструкции наружных клеток гипостазы вещества постепенно перемещаются в зародышевый мешок через постамент (Шамров, Никитичева, 1992).

Высказано предположение, что в тенуинуцеллятном семязачатке (рис. 1, *1—7*) в развивающийся зародышевый мешок N-метаболиты поступают преимущественно по эпидерме семязачатка, интегументальному тапетуму и гипостазе, а С-метаболиты — преимущественно по клеткам прокамбиального тяжа и гипостазы (Шамров, 1990). Возможно, о таком же поступлении метаболитов (рис. 2, *2*, *3*) свидетельствует перемещение флуорохрома из фуникулуса как в халазальную, так и микропилярную части сформированного семязачатка у некоторых растений (Mogensen, 1981b; Zhang Zhen-jue, Zheng Guo-ji, 1988). В крассинуцеллятном семязачатке с хорошо дифференцированной проводящей сиетемой (рис. 3, *1—6*) метаболиты из плаценты поступают в зародышевый мешок и окружающие ткани, главным образом, по проводящему пучку через систему специализированных тканей (Шамров, Анисимова, 1993б).

Согласно представлениям Т. Б. Батыгиной (1984), в завязи и семязачатке существует несколько путей транспорта веществ, которые могут меняться и осуществляться различными структурами. На основании анализа имеющихся данных и результатов изучения семязачатка у *Nelumbo nucifera* и *Triticum aestivum* (Батыгина, неопубликованные данные) было сделано предположение, что существует по крайней мере три типа транепорта: аникальный, базальный и латеральный. На разных стадиях развития один из путей транспорта может доминировать, а у отдельных растений отсутствовать совсем. Все это в значительной степени определяет ход спорогенеза и тип зародышевого мешка.

Пути поступления веществ в зародышевый мешок

Значительная часть работ, главным образом ультраструктурные исследования, посвящена переносу метаболитов непосредственно из тканей семязачатка в зародышевый мешок. В клетках зародышевого мешка формируются выросты стенок, которые увеличивают поверхность плазмалеммы и играют важную роль в трансмембранном переносе веществ, выполняя функцию абсорбции и секреции (Jensen, 1965; Maze, Lin, 1975; Folsom, Peterson, 1984; Vijayaraghavan et al., 1988b, c; Summer, 1989; Плющ, 1992, и др.). Время появления выростов в стенках зародышевого мешка варьирует и коррелирует с началом исчезновения запасных веществ из окружающих клеток нуцеллуса и интегумента либо с дегенерацией этих клеток (Schulz, Jensen, 1968, 1969, 1977; Hardham, 1976; Fougère-Rifot, 1978; Kudlicka et al., 1981; Tilton et al., 1984; Vijayaraghavan et al., 1988a, b; Johansson, Walles, 1994, и др.).

В питании зародышевого мешка важную роль играют антиподы, которые обладают различными функциями: абсорбции, транспорта метаболитов и синтеза ряда веществ (см.: Lötscher, 1905). Для большинства растений характерен базальный транспорт (через антиподы) поступления веществ в зародышевый мешок (Mikulska, Rodkiewicz, 1967a, b; Jalouzot, 1983; Willemse, Van Went, 1984, и др.). Об этом свидетельствует не только наличие выростов стенок в халазальной части клеток (рис. 4, *1*), но и присутствие метаболически активной цитоплазмы, которая содержит хорошо развитый эндоплазматический ретикулум (ЭР), большое количество рибосом, митохондрий, диктиосом и пластид (Diboll, 1968; Newcomb, 1973a, b; Maze, Lin, 1975; Жукова, Соколовская, 1977; Wilms, 1981; Chitralekha, Bhandari, 1991). Гистохимические реакции указывают на высокую активность ряда фер-

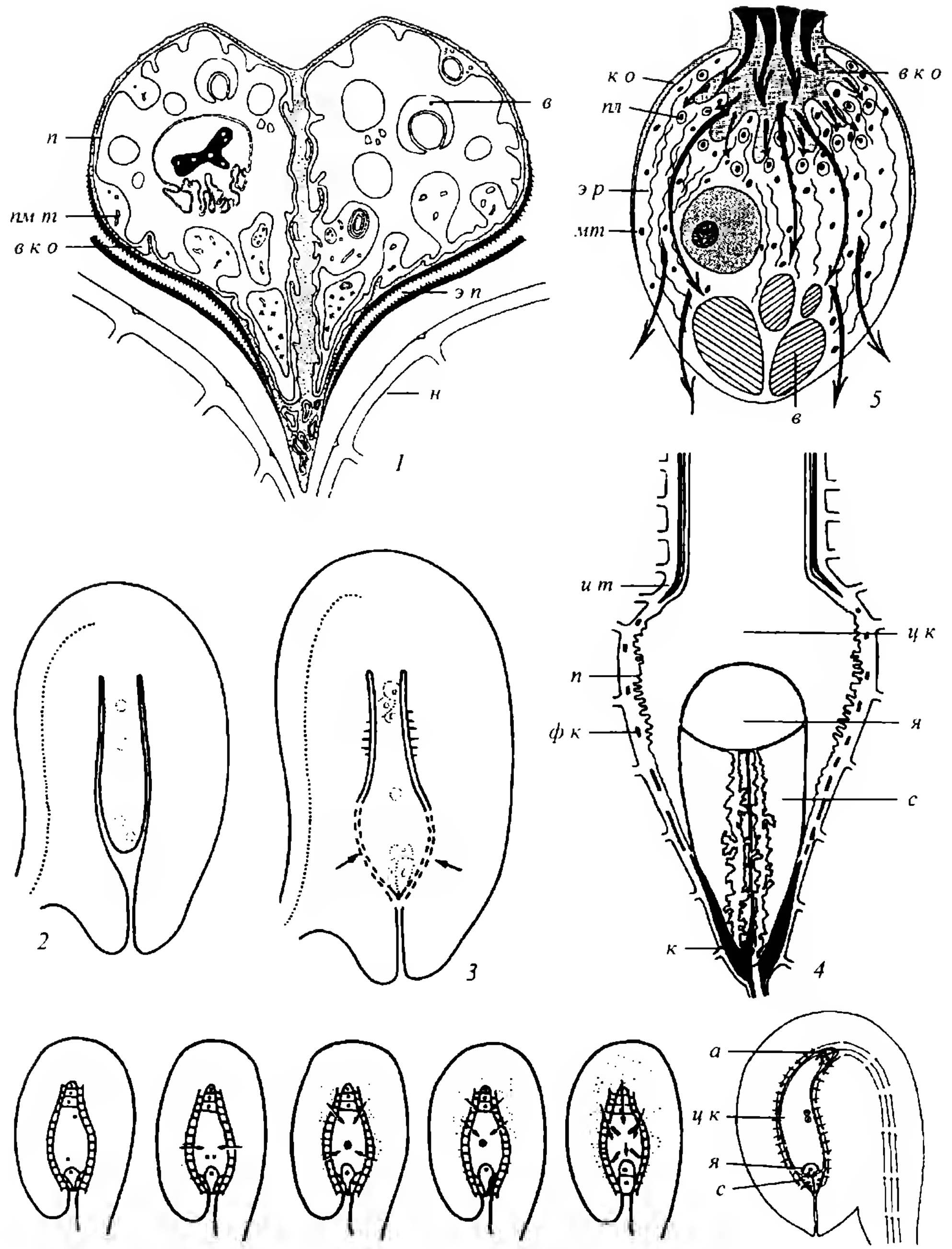


Рис. 4. Пути поступления веществ в зародышевый мешок.

1 — особенности строения антипод у *Aconitum napellus* для осуществления базального транспорта (по: Жукова, Соколовская, 1977); *2—4* — латеральный путь транспорта через центральную клетку у *Jasione montana*, микропилярная часть синергид покрыта толстым слоем кутикулы (по: Berger, Erdelská, 1973); *5* — апикальный транспорт через синергиду у *Gossypium hirsutum* (по: Jensen, 1965); *6—10* — латеральный и базальный пути транспорта у *Bellis perennis* (по: Engell. Petersen, 1977); *11* — базальный и апикальный пути транспорта у *Linaria bipartita* (по: Kallarackal, Bhatnagar, 1981). *в* — вакуоль, *в к о* — выросты клеточной оболочки, *к о* — клеточная оболочка, *мт* — митохондрия, *н* — нуцеллус, *п* — плазмалемма. *пл* — пластида, *пм т* — парамуральное тело, *ф к* — фрагмент кутикулы, *э п* — экстрацеллюлярное пространство, *э р* — эндоплазматический ретикулум. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1—3.

ментов (пероксидаза, фосфорилаза, цитохромоксидаза и др.) в цитоплазме антипод *Zephyranthes rosea* и *Lagenaria vulgaris* (Malik, Vermani, 1975). У *Nicotiana tabacum* в антиподак обнаружена фосфатазная активность, связанная с плазматической мембраной (Mogensen, Pollak, 1982). При изучении перемещения ионов железа в семязачатке *Hemerocallis middendorffii* var. *esculenta* было обнаружено, что в развивающемся зародышевом мешке продукты, содержащие железо, выявляются первыми в цитоплазме антипод (Sato, 1986).

При рассмотрении латерального транспорта (через центральную клетку), как правило, обсуждается вопрос о роли кутикулы, которой отделяется интегумент или нуцеллус от зародышевого мешка. Этому факту уделяется внимание особенно при выявлении взаимосвязей между эндотелием и зародышевым мешком. Толщина кутикулы варьирует на различных участках и изменяется в ходе развития эндотелия (Плиско, 1971; Newcomb, 1973a, b; Erdelská, 1975, и др.). Считается, что перед оплодотворением кутикула становится прерывистой, вследствие чего возникает дополнительный путь поступления веществ в зародышевый мешок (рис. 4, *2—4*). Исследование, проведенное на *Saintpaulia ionantha*, показало, что вокруг зародышевого мешка в клетках интегументального тапетума (преимущественно на плазмалемме) накапливается аденозинтрифосфатаза для осуществления переноса веществ в зародышевый мешок (Mogensen, 1981a, 1985; Mogensen, Rossiter, 1982).

Участие синергид в снабжении зародышевого мешка питательными веществами (апикальный тип транспорта) дискутируется в литературе. Одни авторы предполагают, что синергиды поглощают вещества из окружающих тканей семязачатка (Jensen, 1965; Schulz, Jensen, 1968; Newcomb, 1973a, b; Jalouzot, 1975; Folsom, Peterson, 1984; Vijaraghavan et al., 1988a, b; Summer, Caeseele, 1989, и др.) (рис. 4, *5*). Подтверждением этого является накопление веществ, включающих радиоактивный углерод, в синергидах *Zephyranthes drummondii* (Coe, 1954). У *Oryza sativa* при ультрацитохимическом исследовании обнаружено вхождение ионов кальция в синергиды, причем перед оплодотворением их содержание было большим в интактной синергиде, а во время оплодотворения — в дегенерирующей синергиде (Yu et al., 1999). Другие авторы отрицают трофическую функцию синергид (Diboll, Larson, 1966; Fougère-Rifot, 1975; Mogensen, Suthar, 1979, и др.). Противоположные точки зрения на роль синергид в транспорте веществ в зародышевый мешок обусловлены, вероятно, тем, что синергиды различаются по строению (с типичным и модифицированным типами нитчатого аппарата, без нитчатого аппарата) и, следовательно, могут выполнять различные функции (Willemse, Van Went, 1984; Vassilyev, Lobkov, 1990; Shamrov, 1991; Плющ, 1992). Можно предположить 3 функции нитчатого аппарата в синергидах: 1. В красси- и медионуцеллятных семязачатках с хорошо развитым нуцеллусом нитчатый аппарат осуществляет преимущественно абсорбирующую функцию питательных веществ из окружающих клеток париетальной ткани или долго сохраняющегося нуцеллуса в синергиды. В тенуинуцеллятных семязачатках с эфемерным нуцеллусом эта функция в зародышевом мешке до оплодотворения становится возможной лишь при образовании прерывистой кутикулы в области контакта синергид с клетками интегумента, чаще всего эндотелия, либо время осуществления абсорбирующей функции смещается на период после оплодотворения в случае длительного сохранения интактной синергиды и преобразования ее в гаусториальный орган или развития микропилярного эндоспермального гаустория на месте провизорных синергид. 2. Как типичный, так и модифицированный нитчатый аппарат, вероятно, обеспечивает прием пыльцевой трубки и попадание спермиев в яйцеклетку и центральную клетку. 3. Нитчатый аппарат, преимущественно модифицированный, служит в качестве депо запасных веществ углеводной или белковой природы для обеспечения питанием зародыша на самых ранних стадиях его развития (Shamrov, 1991).

Для многих растений констатируется, как правило, сочетание различных типов транспорта. Сочетание базального и апикального транспорта обнаружено у *Gossypium hirsutum* (Jensen, 1965), *Capsella bursa-pastoris* (Schulz, Jensen, 1968), *Zea mays* (Diboll, 1968), *Helianthus annuus* (Newcomb, Steeves, 1971; Newcomb, 1973a), *Agave parryi* (Tilton, Mogensen, 1979), *Linaria bipartita* (Kallarackal, Bhatnagar, 1981) и, возможно, у *Vanilla planifolia* (Zhang Zhen-jue, Zheng Guo-ji, 1988), базального и латерального — у *Jasione montana* (Berger, Erdelská, 1973; Erdelská, 1975) и *Bellis perennis* (Engell, Petersen, 1977) (рис. 4, *6—11*).

Один путь поступления веществ в зародышевый мешок обнаружен лишь у некоторых растений. Латеральный транспорт предполагается у *Aquilegia formosa* (Vijayaraghavan et al., 1972) и *Galanthus nivalis* (Чиампорова и др., 1988), а апикальный транспорт — у *Epilobium hirsutum* и *Chamerion angustifolium* (Гвилава, 1985, 1986). У *Nelumbo nucifera* (Chochia et al., 1992) латеральный путь транспорта веществ в зародышевый мешок сменяется после оплодотворения базальным после того, как антиподы становятся многоядерными и увеличивается их число до 7—8.

Оригинальную точку зрения на участие синергид и антипод в переносе веществ в зародышевый мешок высказала Т. А. Плющ (1992). Она обнаружила, что синергидам одних растений свойственна цистерноидная форма ЭР, определяющая белковый обмен, а синергидам других — трубчатая форма ЭР, определяющая липидный обмен. Значительное развитие ЭР в синергидах связано, по ее мнению, не с синтезом и секрецпей каких-либо веществ, а с его участием в «переработке» метаболитов, поступающих в синергиды из окружающих клеток семязачатка. У многих растений выявлено сопряженное развитие одной и той же формы ЭР в синергидах и антиподах, что свидетельствует о том, что и синергиды, и антиподы вовлечены в процесс поглощения веществ. Согласно исследованиям ряда авторов (Neumann et al., 2003), импорт белков из ЭР клетки в направлении плазмалеммы или клеточной стенки связан с функционированием аппарата Гольджи.

Существует также точка зрения (Folsom, Cass, 1986; Vijayaraghavan et al., 1988a; Belyaeva, 1990), что стенка зародышевого мешка функционирует как единый апопласт для метаболитов из окружающих тканей. Поверхность зародышевого мешка выполняет функцию селективного барьера: в зародышевый мешок проникают только вода, ионы неорганических веществ и некоторые низкомолекулярные органические вещества, тогда как высокомолекулярные соединения синтезируются непосредственно в зародышевом мешке (Belyaeva, 1990).

Пути поступления веществ в развивающееся семя

Детальные данные по особенностям транспорта веществ в развивающемся семени малочисленны и касаются главным образом завершающих стадий созревания семени (Marinos, 1970; Rost, Lersten, 1970; Bugnicourt, 1984; Thorne, 1985; Shannon et al., 1986; Folsom, Cass, 1986; Wittich, 1998).

У *Ranunculus sceleratus* (Chitralekha, Bhandari, 1991) как в сформированном семязачатке, так и сразу после оплодотворения базальный путь транспорта метаболитов является доминантным: вещества из проводящего пучка поступают сначала в халазальную зону нуцеллуса, а затем апопластически через клеточные стенки крупных хорошо дифференцированных и долго сохраняющихся антипод в эндосперм и зародыш. Как показали наши исследования (Шамров, Анисимова, 1993б), у *Luzula*

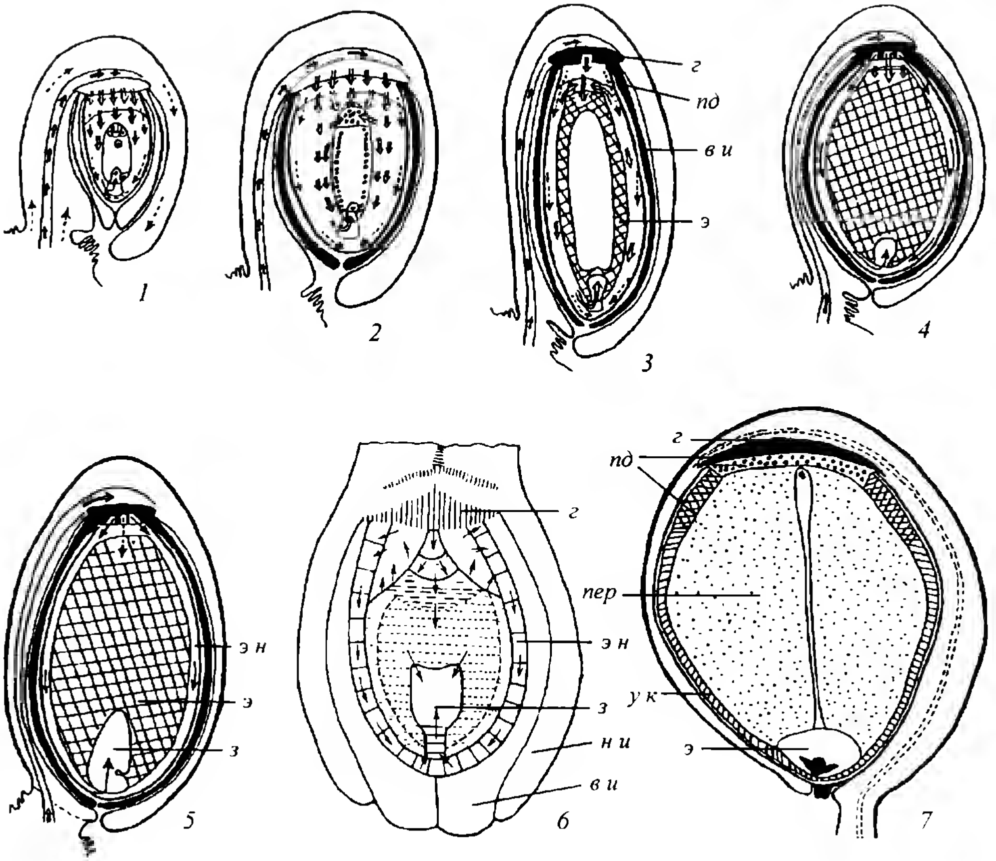


Рис. 5. Возможные пути поступления веществ в семя.

1—5 — развивающееся семя у *Luzula pedemontana* (по: Шамров, Анисимова, 1993б), *6* — семя на стадии сердечковидного зародыша у *Polygonum aviculare* (по: Lonay, 1922). *7* — зрелое семя у *Nuphar lutea* (по: Шамров, 1998). *з* — зародыш, *пер* — перисперм, *у к* — узкие клетки нуцеллуса, *э* — эндосперм, *э н* — эпидерма нуцеллуса. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1—4.

pedemontana после оплодотворения, особенно в период зиготогенеза, происходит интенсификация транспорта веществ (рис. 5, *1*). Со стадии 2-клеточного проэмбрио начинаются активные процессы деструкции нуцеллуса и внутреннего интегумента и в развивающемся семени устанавливается 2 пути поступления метаболитов — более интенсивный базальный: через проводящий пучок, гипостазу, подиум, антиподы и базальную камеру эндосперма в микропилярную камеру эндосперма (собственно эндосперм) и менее интенсивный апикальный: через париетальную ткань из окружающих клеток нуцеллуса в развивающийся зародыш, базальная клетка которого снабжена мощной полисахаридной оболочкой с протуберанцами (рис. 5, *2*).

К стадии глобулярного зародыша у *L. pedemontana* происходят, вероятно, снижение интенсивности потока и более затруднительное поступление веществ из проводящего пучка, вызванное лигнификацией стенок и накоплением танинов в клетках гипостазы (рис. 5, *3*). Такой вывод на основании ультраструктуры исследований был сделан ранее, например, для *Delphinium camptocarpum* (Belyaeva, 1983). В ходе дальнейшего развития семени потоки метаболитов как в эндосперм, так и зародыш, возможно, выравниваются и обеспечиваются преимущественно ресурсами самого семени. При этом предшественники белков транспортируются, по-видимому, по сохраняющейся эпидерме нуцеллуса, в которой, а также в зародыше накапливаются белки (рис. 5, *4*, *5*). Транспорт веществ через эпидерму нуцеллуса (рис. 5, *6*) был описан ранее: вещества из эпидермы перемещаются в зародыш у *Polygonum aviculare* (Lonay, 1922) либо в эндосперм у *Oryza sativa* (Oparka, Gates, 1981; Ellis, Chaffrey, 1987). У *Nuphar lutea* на стадии 2—4-клеточного проэмбрио нами обнаружено образование в латеральной области нуцеллуса 2—3 слоев узких клеток, являющихся продолжением клеток подиума и доходящих до париетальной ткани (рис. 5, *7*). Таким образом, в нуцеллусе формируется особая «периферическая проводящая система», связанная через гипостазу с проводящим пучком семязачатка и осуществляющая транспорт вещества в развивающийся зародыш (Шамров, 1998). У *Tropaeolum majus* было выявлено, что клетки подвеска на глобулярной стадии характеризуются высоким содержанием пероксидазы. Со стадии сердечка активность этого фермента отмечается лишь в клетках собственно зародыша, что, вероятно, свидетельствует об изменении пути транспорта метаболитов в развивающийся зародыш: вещества поступают апопластически через эпидерму зародыша из окружающих клеток эндосперма, а не через суспензор (Singh et al., 1979).

Согласно исследованию Wittich (1998), растворимые углеводы после оплодотворения направляются в формирующуюся семенную кожуру, затем в эндосперм и зародыш (*Gasteria verrucosa*) либо непосредственно в эндосперм, а затем зародыш (*Zea mays*). У *Pisum sativum* было обнаружено, что постфлоэмный симпластический транспорт метаболитов из проводящего пучка развивающегося семени характерен прежде всего для клеток паренхимы семенной кожуры. Межклеточные пространства этих клеток заполнены растворами различных веществ, что облегчает их диффузию из мест разгрузки в направлении семядолей зародыша (Van Dongen et al., 2003). У этого же вида ранее было показано, что свободные аминокислоты, белки, гексоза и различные формы фосфора поступают из внутреннего интегумента в полость зародышевого мешка, главным образом в семядоли зародыша (Murray, 1979).

Транспорт ассимилятов в направлении потребляющих тканей (меристемы, запасающие ткани) обеспечивается в растении системой аттрагирующих зон (Penot, 1965, 1966; Курсанов, 1976). На ранних стадиях развития, когда дифференцируются структуры семязачатка, аттрагирующей зоной, вероятно, является весь семязачаток, затем — зародышевый мешок, а после оплодотворения — эндосперм и зародыш, при этом аттрагирующие зоны вокруг эндосперма и зародыша могут действовать одновременно, в том случае если эндосперм не потребляется растущим зародышем.

Возможные причины образования аберрантных семязачатков и семян

Аберрантные (лат. *aberrans* — отклоняющийся) семязачатки и семена характеризуются отклонениями в форме, строении и функциях, что приводит к частичной дегенерации или полному их отмиранию. Синонимы: абортивные, аномальные, стерильные семязачатки и семена.

Время появления аномалий, их характер и степень выраженности являются таксоноспецифическими, при этом у разных растений деструкции подвержены различные структуры. Как уже было отмечено, причинами их возникновения могут быть нарушения в характере поступления веществ.

Согласно K. Ganeshaiah, R. Uma Shaanker (1992), только один фактор — характер транспорта метаболитов в семязачатке — лежит в основе стерилизации семязачатков. В аберрантных семязачатках еще до оплодотворения клетки халазы, интегументов, нуцеллуса и гипостазы приобретают мощные каллозные оболочки, что приводит к изменению путей транспорта веществ в семязачатке. Задержка лизиса клеток в апикальной части нуцеллуса препятствует проникновению пыльцевых трубок в зародышевый мешок (*Brassicaceae*, *Fabaceae*, *Poaceae*, *Rosaceae*, *Solanaceae* — Bingham, Hawkins-Pfeiffer, 1984; Орёл и др., 1985; Briggs et al., 1987; Огородникова, 1989; Vishnyakova, 1991; Зимницкая, 1992; Казачковская, 1992; Полюшкина, 1993). Исходя из этого был предложен экспресс-тест для выявления таких семязачатков: свечение каллозы (*Fabaceae*, *Solanaceae* и др. — Vishnyakova, 1991). В аберрантных семязачатках отложение каллозы начинается в халазальной области и обнаруживается затем в интегументе, нуцеллусе и вокруг зародышевого мешка. Данные по аккумуляции каллозы в аберрантных семязачатках, особенно в клетках гипостазы (в сочетании с преждевременной лигнификацией ее клеточных оболочек), свидетельствуют о том, что каллоза функционирует как молекулярный фильтр, препятствующий потоку веществ в зародышевый мешок (Briggs et al., 1987; Vishnyakova, 1991).

Однако исследования семязачатка перед оплодотворением у ряда видов (*Capsella bursa-pastoris*, *Galanthus nivalis*, *Oenothera hookeri*, *O.* mut. *brevistylis*, *Sisymbrium loselii*) не выявили наличия связи между тестом на каллозу и стерильностью семязачатков. Флуоресценция каллозы была обнаружена в нуцеллусе обоих видов *Oenothera*, причем на ранних стадиях развития в местах интенсивных клеточных делений. Сильное свечение, выявленное в халазе, свидетельствовало о наличии здесь клеток не с каллозными, а с лигнифицированными оболочками. Специфического свечения на каллозу не было выявлено даже в стерильных семязачатках мутантного растения *O.* mut. *brevistylis*. В семязачатках *Capsella bursa-pastoris* и *Sisymbrium loselii* тест на каллозу был положительным лишь в микропилярной части, но это не было связано ни с подготовкой семязачатка к оплодотворению, ни со стерильностью. На основании гистохимического исследования были предложены реакции для диагностики фертильных и стерильных семязачатков: реакции на пектиновые вещества, кислые полисахариды, кислую фосфатазу, липиды и ионы кальция в области микропиле перед оплодотворением (Chudzik, Śnieżko, 1997, 1999, 2003).

У *Prunus dulcis* было изучено передвижение уранина в фертильных и абортивных семязачатках. После опыления проникновение этого красителя в абортивные семязачатки блокируется в области халазы, где оканчивается фуникулярный проводящий пучок и часть его ответвляется в наружный интегумент. В фертильных семязачатках уранин продолжает поступать во все ткани семязачатка (Pimienta, Polito, 1982).

Как уже было отмечено, клетки эндотелия характеризуются признаками передаточных клеток, участвуя в переносе веществ в зародышевый мешок. Аномалии в его строении (увеличение числа слоев и гипертрофия клеток) связаны с нарушениями в метаболизме этой ткани. У ряда представителей рода *Datura* (сем. *Solanaceae*) при несовместимых скрещиваниях происходит пролиферация клеток эндотелия, что в дальнейшем приводят к гибели гибридных зародышей и абортированию семян (соматопластическая стерильность). Обнаружено, что в разросшихся клетках эндотелия накапливаются вещества, являющиеся ингибиторами роста (Satina et al., 1950; Rietsema et al., 1954).

Анализ литературных данных свидетельствует о том, что аномалии в ходе развития семязачатка могут быть вызваны различными причинами: морфогенетиче-

Возможные причины образования аберрантных семязачатков

Факторы	Литература
Морфогенетические	
— Положение в завязи	Horovitz et al., 1976; Bawa, Webb, 1984
Генетические	
— Наличие летальных мутаций в мейозе	Wiens et al., 1987; Charlesworth, 1989
— Апоптоз	Батыгина, Воронова, 1999
Физиологические	
— Недостаток ресурсов для развития всех сложившихся семязачатков	Janzen, 1977; Haig, Westoby, 1988; Zimmerman, Pyke, 1988; Vaughton, 1993; Navarro, 1998
— Блокирование транспорта веществ в семязачаток	Pimienta, Polito, 1982; Ganeshaiah, Uma Shaanker, 1992
Антэкологические	
— Низкое качество пыльцы	Marshall, Ellstrand, 1988
— Недостаточное количество пыльцы	Casper, Niesenbaum, 1993; Navarro, 1998
— Конкурентное развитие пыльцевых трубок	Lee, 1984; Joshi et al., 1993; O'Donnell, Bawa, 1993
— Отсутствие опылителей	Menges et al., 1986
— Отсутствие условий для опыления	Erdelská, 1999
— Низкий уровень соотношения числа пыльцевых зерен и семязачатков	Cruden, 1977
Экологические	
— Неадекватность условий произрастания (экологические стрессы)	Tilton, 1980a; Stephenson, 1981; Meinke, 1982; Sheridan, Neuffer, 1982; Bingham, Hawkins-Pfeiffer, 1984; Felker et al., 1985; Marsden, Meinke, 1985; Hodgson, 1989
— Специфика отдельных периодов цветения	Stephenson, 1981; Navarro, 1998

скими, генетическими, физиологическими, антэкологическими, экологическими (см. таблицу). Одна из них связана с положением семязачатков в завязи. В этом случае оплодотворение первого семязачатка и начало развития семени в многосемянных плодах приводят, возможно, к перераспределению в поступлении питательных веществ. Как показало экспериментальное исследование поглощения C^{14} — сахарозы в условиях *in vitro* и влияние гормонов на соцветия *in vivo*, недоразвитие семян в иижней части плода (у *Pongamia pinnata* он из 2—3-семянного становится односемянным) связано с ингибирующим действием ростовых гормонов растения после того, как произойдет оплодотворение верхних семязачатков (Arathi et al., 1999). У представителей сем. *Fabaceae* абортированные семязачатки можно обнаружить в различных частях завязи: в базальной части (Bawa, Webb, 1984), ближе к столбику (Horovitz et al., 1976) или на концах завязи (Link, 1961). Подобное, вероятно, имеет место и у других растений (например, у *Quercus gambelii* — Mogensen, 1975; Челак, 1998 и *Trapa natans* — Титова, 1988; Titova et al., 1997).

По мнению D. Charlesworth (1989), в популяциях растений, особенно многолетних и опыляющихся исключительно перекрестно, накапливается «генетический груз» (рецессивные летальные мутации), что понижает общую жизнеспособность популяции. При конкуренции между семязачатками и плодами дегенерируют прежде всего семена с «вредными» мутациями, которые проявляются на ранних этапах онтогенеза. Как отражение гибридного происхождения рассматриваются аномалии в развитии генеративных органов, в том числе и семязачатков, у некоторых видов рода *Medicago* (Орёл и др., 1985), а также *Paeonia majko* (Жгенти, 1978) и *P. lactiflora* (Шамров, 1995, 1997а).

О влиянии антэкологических причин на образование аберрантных семязачатков свидетельствуют эксперименты с *Capsicum annuum*. Оказалось, что при недостаточном количестве пыльцы во время цветения в плодах образуется значительное число абортивных семязачатков и семян. При дополнительном опылении число оплодотворяющихся семязачатков увеличивается, однако при этом происходит абортирование плодов, развивающихся вслед за первым. Поэтому для получения большого числа плодов рекомендовано использовать для опыления меньшее количество пыльцы, чем это требуется для завязывания имеющихся семязачатков (Marcelis, Baan Hofman-Eijer, 1997).

Наличие аберрантных семязачатков в завязи приводит к снижению реальной семенной продуктивности. Семязачатки с отклонениями могут дегенерировать полностью в процессе развития либо сохраняются, трансформируясь в семена, отличающиеся от нормальных по форме, размерам, окраске и внутреннему строению. Эти структурные, а часто физиологические различия семян внутри одного плода или на растении в целом являются основой гетероспермии (см.: Анисимова, 2000).

Феномен образования аберрантных семязачатков и семян имеет всеобщий характер и связан у некоторых растений с адаптацией к расселению. Такие семязачатки и семена встречаются преимущественно в многосемянных плодах и часто обнаруживаются у растений, плоды которых расселяются с помощью воды, ветра или животных. При этом уменьшается вес плодов, а в ряде случаев, как например у *Eucalypttus woodwardii*, абортируемые семязачатки и семена до конца не разрушаются и вместе с нормальными семенами создают форму плода (Augspurger, Hogan, 1983; Sedgley, 1989; Ganeshaiah, Uma Shaanker, 1992). У видов *Vicia* размер плода коррелирует с общим числом семязачатков в завязи и числом абортируемых семян. Виды с мелкими плодами (*V. hirsuta*, *V. pubescens*) характеризуются небольшими семенами и низкой абортированностью, тогда как у видов с крупными плодами (*V. lutea*, *V. sativa*) наблюдается обратная зависимость (Ortega-Olivencia, Delesa, 1977). Появление абортивных семязачатков у ряда растений, связанное с перераспределением питательных веществ из дегенерирующих семязачатков в развивающиеся, рассматривается как один из элементов жизненной стратегии в крайних условиях существования (Erdelská, 1999).

Изучение и диагностика возникновения аберрантных семязачатков и семян имеют важное значение как в теоретическом плане, так и в практических целях. Это направление исследований приобретает особую актуальность в связи с выявлением механизмов воздействия внешних неблагоприятных факторов на репродуктивные структуры и в аспекте общей проблемы сохранения биологического разнообразия. Выявление признаков-маркеров и дальнейшая разработка экспресс-методов для оценки развивающихся семязачатков, особенно к моменту оплодотворения, остаются одной из первостепенных задач при исследовании репродуктивной биологии редких, исчезающих и хозяйственно-ценных видов растений.

Благодарности

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 05-04-48136) и гранта президента РФ для поддержки «Ведущих научных школ» (проект № НШ-2148.2003.4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Анисимова Г. М. Гетерогенность семян у *Vaccinium myrtillus* (*Ericaceae*) // Тр. Междунар. конф. по анат. и морф. раст. СПб., 1997. С. 8—9.

Анисимова Г. М. Гетероспермия // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб., 2000. Т. 3. С. 279—286.

Батыгина Т. Б. Завязь и семяпочка — сложная интегрированная система (сопряженность развития структур и некоторые аспекты транспорта веществ в генеративных структурах) // Тез. докл. Всесоюзн. симп. «Морфофункциональные аспекты развития женских генеративных структур семенных растений». Телави, 1984. С. 6—8.

Батыгина Т. Б., Воронова О. Н. Проявление апоптоза на ранних этапах развития семязачатка у мутанта кукурузы *mac1* // ДАН. 1999. Т. 367. № 3. С. 426—429.

Беляева Н. С., Полюшкина Е. Н. К вопросу перемещения веществ в тканях семяпочки и их проникновение в зародышевый мешок // Тез. докл. Всесоюзн. симп. «Морфофункциональные аспекты развития женских генеративных структур семенных растений». Телави, 1984. С. 8—9.

Гамалей Ю. В. Эндоплазматическая сеть растений. Происхождение, структура и функции // Тимирязевские чтения. СПб., 1994. Вып. 53. 80 с.

Гвилава М. Н. Субмикроскопическая характеристика зрелого зародышевого мешка *Epilobium hirsutum* // Изв. АН ГССР. Сер биол. 1985. Т. 11. № 3. С. 168—172.

Гвилава М. Н. Ультраструктура зародышевого мешка *Chamerion angustifolium* (L.) Holub (*Onagraceae*) до оплодотворения // Укр. бот. журн. 1986. Т. 43. № 4. С. 48—50.

Жгенти Л. П. Апомиксис у видов рода *Paeonia* // Вестн. Груз. бот. об-ва АН ГССР. 1978. Вып. 7. С. 113—126.

Жукова Г. Я., Соколовская Т. Б. Ультраструктура антипод зародышевого мешка *Aconitum napellus* L. (*Ranunculaceae*) перед оплодотворением // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 11. С. 1600—1611.

Зимницкая С. А. Эмбриологические особенности *Trifolium trichocephalum* Bieb. и *Trifolium pannonicum* Jacq. при интродукции на Среднем Урале в связи с низкой семенной продуктивностью: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1992. 20 с.

Казачковская Е. Б. Морфологическое проявление женской стерильности у люцерны // Proc. XI Int. Symp. «Embryology and seed reproduction». Leningrad, 1990. St. Petersburg, 1992. P. 256—257.

Капралов М. В., Кутлунина Н. А. Репродуктивная биология вивипарной камнеломки (*Saxifraga cernua*) на Урале // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 2. С. 227—233.

Курсанов А. П. Транспорт ассимилятов в растениях. М., 1976. 676 с.

Лютге У., Хигинботам Н. Передвижение веществ в растениях. М., 1984. 408 с.

Огородникова В. Ф. Морфология семяпочек и зародышевых мешков клевера лугового (*Trifolium pratense*) // Цитология и анатомия культурных растений. 1989. Т. 124. С. 14—18.

Орёл Л. И., Константинова Л. Н., Огородникова В. Ф. и др. Отбор растений люцерны с высокой плодовитостью завязей // Методические указания. Л., 1985. 35 с.

Плиско М. А. Ультраструктура интегументального тапетума у *Calendula officinalis* L. в ранний период развития гаметофита // Цитология. 1971. Т. 13. № 10. С. 1211—1217.

Плющ Т. А. Ультраструктура зародышевого мешка покрытосеменных. Киев, 1992. 146 с.

Полунина Н. Н. Сравнительное изучение эмбриологии и биологии цветения некоторых видов эвкалипта // ДАН СССР. 1957. Т. 115. № 4. С. 819—821.

Полунина Н. Н. Сравнительно-эмбриологическое исследование некоторых представителей семейства миртовых // Бюл. ГБС. 1963. Т. 49. С. 82—90.

Полюшкина Е. Н. Развитие и строение семяпочки, зародышевого мешка фертильных и стерильных цветков сои: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ашгабат, 1993. 20 с.

Савченко М. И. Об отклонениях в развитии семяпочки некоторых покрытосеменных растений // Бот. журн. 1959. Т. 44. № 6. С. 786—804.

Титова Г. Е. Эмбриология некоторых водных растений (*Nelumbo nucifera* Gaertn., *Cabomba caroliniana* A. Gray, *Trapa astrachanica* (Fler.) Winter.): Дис. ... канд. биол. наук. Л., 1988. 188 с.

Цингер Н. В. Семя, его развитие и физиологические свойства. М., 1958. 285 с.

Челак В. Р. Особенности опыления, оплодотворения и формирования семян у дуба в связи с плодоношением в дубравах Молдовы // Тез. докл. II (X) съезда РБО «Проблемы ботаники на рубеже XX—XXI веков». СПб., 1998. Т. 1. С. 139—140.

Чиампорова М., Ахалкаци М. Ш., Гваладзе Г. Е. Ультраструктура стерильных тканей семяпочки *Galanthus nivalis* (*Amaryllidaceae*) // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 12. С. 1722—1730.

Шамров И. И. Семяпочка *Gentiana cruciata* (*Gentianaceae*): структурно-функциональные аспекты развития // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 10. С. 1363—1379.

Шамров И. И. Транспорт метаболитов в развивающемся семязачатке // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб., 1994. Т. 1. С. 258—261.

Шамров И. И. Аберрантность семязачатков у *Paeonia lactiflora*: диагностика и возможные причины // Матер. научн. конф. «Биологическое разнообразие. Интродукция растений». СПб., 1995. С. 61—62.

Шамров И. И. Развитие семязачатка и семени у *Paeonia lactiflora* (*Paeoniaceae*) // Бот. журн. 1997а. Т. 82. № 6. С. 24—46.

Шамров И. И. Развитие семязачатка и семени у *Ceratophyllum demersum* (*Ceratophyllaceae*) // Бот. журн. 1997б. Т. 82. № 10. С. 1—13.

Шамров И. И. Формирование гипостазы, подиума и постамента в семязачатке *Nuphar lutea* (*Nymphaeaceae*) и *Ribes aureum* (*Grossulariaceae*) // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 1. С. 3—14.

Шамров И. И. Развитие семязачатка и семени у некоторых представителей порядков *Liliales* и *Amaryllidales* // Бот. журн. 1999а. Т. 84. № 2. С. 13—33.

Шамров И. И. Семязачаток как основа семенного воспроизведения цветковых растений: классификации структур // Бот. журн. 1999б. Т. 84. № 10. С. 3—35.

Шамров И. И. Нуцеллус семязачатка: происхождение, дифференциация, структура и функции // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 10. С. 1—30.

Шамров И. И., Анисимова Г. М. Морфогенез семяпочки у *Luzula pedemontana* (*Juncaceae*): структурно-гистохимическое исследование // Бот. журн. 1993а. Т. 78. № 4. С. 47—59.

Шамров И. И., Анисимова Г. М. Особенности преобразования семязачатка в семя у *Luzula pedemontana* (*Juncaceae*) // Бот. журн. 1993б. Т. 78. № 12. С. 24—44.

Шамров И. И., Никитичева З. И. Морфогенез семяпочки и семени у *Gymnadenia conopsea* (*Orchidaceae*): структурное и гистохимическое исследование // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 4. С. 45—60.

Яковлев М. С., Иоффе М. Д. Эмбриология некоторых представителей рода *Paeonia* // Морфология цветка и репродуктивный процесс у покрытосеменных растений. М.; Л., 1965. С. 140—176.

Anisimova G. M., Shamrov I. I. Ovule development and structure peculiarities in *Luzula pedemontana* (*Juncaceae*) // Proc. XI Intern. Symp. «Embryology and seed reproduction». Leningrad, 1990. St. Petersburg. 1992. P. 45—46.

Arathi H. S., Ganeshaiah K. N., Uma Shaanker R., Hegde S. G. Seed abortion in *Pongamia pinnata* (*Fabaceae*) // Am. J. Bot. 1999. Vol. 86. N 5. P. 659—662.

Arekal G. D. Embryological studies in canadien representatives of the tribe *Rhinantheae*, *Scrophulariaceae* // Can. J. Bot. 1963. Vol. 41. N 2. P. 267—303.

Augspurger C. K., Hogan K. P. Wind dispersal of fruits with variable seed number in a tropical tree (*Lonchocarpus pentaphyllus*: *Leguminosae*) // Am. J. Bot. 1983. Vol. 70. N 7. P. 1031—1037.

Baker S. C., Robinson-Beers K., Villanueva J. M. et al. Interactions among genes regulating ovule development in *Arabidopsis thaliana* // Genetics. 1997. Vol. 145. P. 1109—1124.

Batygina T. B., Shamrov I. I. New approach to interpreting the ovular basic structures // Phytomorphology. 1999. Vol. 49. N 3. P. 223—231.

Bawa K. S., Webb C. J. Flower, fruit and seed abortion in tropical forest trees: implications for the evolution of paternal and maternal reproductive patterns // Am. J. Bot. 1984. Vol. 71. N 5. P. 736—751.

Bell H. P. The development of the blueberry seed // Canad. J. Bot. 1957. Vol. 35. N 2. P. 139—193.

Belyaeva N. S. Ultrastructure of chalazal end cells ovule of *Delphinium before* fertilization // Proc. VII Intern. Cytoembr. Symp. «Fertilization and embryogenesis in ovulated plants» // High Tatra (Račkova dolina), Czechoslovakia, 1982. Bratislava, 1983. P. 189—194.

Belyaeva N. S. An ultrastructural-physiological approach to the question of fedding the female gametophyte of *Angiospermae* // Abstr. XI Intern. Symp. «Embryology and seed reproduction». Leningrad, 1990. P. 19.

Berger C., Erdelskà O. Ultrastructural aspects of the embryo sac of *Jasione montana* L.: Cell walls // Caryologia. 1973. Vol. 25 (Suppl.). P. 109—120.

Bhandari N. N., Bhargava A., Sachdeva A. The mature ovule of *Papaver somniferum* — A histochemical study // Phytomorphology. 1985. Vol. 35. N 1—2. P. 11—119.

Bhandari N. N., Soman P., Bhargava M. Histochemical studies on the female gametophyte of *Argemone mexicana* L. // Cytologia. 1980. Vol. 45. N 1—2. P. 281—291.

Bingham E. T., Hawkins-Pfeiffer J. Female sterility in alfalfa due to recessive trait retarding integument development // Heredity. 1984. Vol. 75. N 3. P. 231—233.

Bradley M. B., Crane J. C. Abnormalities in seed development in *Pistacia vera* L. // J. Am. Soc. Hort. Sci. 1975. Vol. 100. P. 461—464.

Briggs C. L., Westoby M., Selkirk P. M., Oldfield R. J. Embryology of early abortion due to limited material resources in *Pisum sativum* L. // Ann. Bot. 1987. Vol. 59. N 5. P. 611—619.

Buell M. F. Developmental morphology in *Dianthus*. II. Starch accumulation in ovule and seed // Am. J. Bot. 1952. Vol. 39. N 7. P. 458—467.

Bugnicourt M. La nutrition de l'embryon chez les *Millepertius* // Bull. Soc. Bot. Fr. 1984. T. 131. N 2. P. 97—110.

Casper B. B., Niesenbaum R. A. Pollen versus resource limitation of seed production: A reconsideration // Curr. Sci. (India). 1993. Vol. 65. N 3. P. 210—214.

Charlesworth D. Why do plants produce so many more ovules than seeds? // Nature. 1989. Vol. 338. N 6210. P. 21—22.

Chitralekha P., Bhandari N. N. Post-fertilization development of antipodal cells in *Ranunculus sceleratus* Linn. // Phytomorphology. 1991. Vol. 41. N 3, 4. P. 200—212.

Chochia K. A., Akhalkatsi M. Sh., Gvaladze G. E. Substance transport in embryo sac of indian lotus // Proc. XI Intern. Symp. «Embryology and seed reproduction». Leningrad, 1990. St. Petersburg, 1992. P. 117—118.

Chudzik B., Śnieżko R. Testing the fertility in ovules of *Oenothera hookeri, O. brevistylis-female* sterile form, *Capsella bursa-pastoris* and *Sisymbrium loeselii* by induction of callose fluorescence // Bull. Pol. Acad. Sci., Biol. Sci. 1997. Vol. 45. N 2—4. P. 283—288.

Chudzik B., Śnieżko R. Histochemical features signaling receptivity of ovules of *Oenothera hookeri* de Vries and *O.* mut. *brevistylis* // Acta Biol. Cracov., Ser. Bot. 1999. Vol. 41. P. 119—129.

Chudzik B., Śnieżko R. Calcium ion presence as trait of receptivity in tenuinucellar ovules of *Galanthus nivalis* L. // Acta Biol. Cracov. Ser. Bot. 2003. Vol. 45. N 1. P. 133—141.

Coe G. E. Distribution of carbon 14 in ovules of *Zephyranthes drummondii* // Bot. Gaz. 1954. Vol. 115. N 4. P. 342—346.

Cruden R. W. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants // Evolution. 1977. Vol. 31. N 1. P. 32—46.

Diboll A. G. Fine structural development of the megagametophyte of *Zea mays* following fertilization // Am. J. Bot. 1968. Vol. 55. N 7. P. 797—806.

Diboll A. G., Larson D. A. An electron microscopic study of mature megagametophyte in *Zea mays* // Am. J. Bot. 1966. Vol. 53. N 4. P. 391—402.

Eaton G. W., Jamont A. M. Megagametogenesis in *Vaccinium corymbosum* L. // Canad. J. Bot. 1966. Vol. 44. P. 712—714.

Ellis R. J., Chaffey N. Y. Structural differentiation of the nucellar epidermis in the caryopsis of rice (*Oryza sativa*) // Ann. Bot. 1987. Vol. 60. N 6. P. 671—675.

Engell K., Petersen G. B. Integumentary and endothelial cells of *Bellis perennis*. Morphology and histochemistry in relation to the developing embryo sac // Bot. Tidskr. 1977. Vol. 71. N 3—4. P. 237—244.

Erdelská O. Pre-fertilization development of ovule of *Jasione montana* L. // Phytomorphology. 1975. Vol. 25. N 1. P. 76—81.

Erdelská O. Successive tissue degeneration in unfertilized ovules of *Daphe arbuscula* // Acta Biol. Cracov. Ser. Bot. 1999. Vol. 41. P. 163—167.

Felker F. C., Peterson D. M., Nelson O. E. Anatomy of immature grains of eight maternal effect shrunken endosperm barley mutants // Am. J. Bot. 1985. Vol. 72. N 21. P. 248—256.

Folsom M. W., Cass D. D. Changes in transfer cell distribution in the ovule of soybean after fertilization // Canad. J. Bot. 1986. Vol. 64. N 5. P. 965—972.

Folsom M. W., Peterson C. M. Ultrastructural aspects of the mature embryo sac of soybean, *Glycine max* (L.) Merr. // Bot. Gaz. 1984. Vol. 145. N 1. P. 1—10.

Fougère-Rifot M. L'édification de l'appareil filiforme et l'évolution cytoplasmique des synergides du sac embryonnaire d'*Aquilegia vulgaris* // C. R. Acad. Sci. Paris. 1975. T. 280D. N 21. P. 2445—2447.

Fougère-Rifot M. La cellule centrale du sac embryonnaire d'*Aquilegia vulgaris* L.: des noyaux polaires aux noyaux d'albumen leiteux // Bull. Soc. Bot. Fr. Actual. Bot. 1978. T. 125. N 1—2. P. 207—213.

Ganeshaiah K. N., Uma Shaanker R. Frequency distribution of seed number per fruit in plants: a consequence of the self-organizing process? // Curr. Sci. (India). 1992. Vol. 62. N 4. P. 359—365.

Grundwag M., Fahn A. The relation of embryology to the low seed set in *Pistacia vera* (*Anacardiaceae*) // Phytomorphology. 1969. Vol. 19. N 3. P. 225—235.

Guth C. J., Weller S. G. Pollination, fertilization and ovule abortion in *Oxalis magnifica* // Am. J. Bot. 1986. Vol. 73. N 2. P. 246—253.

Haig D., Westoby M. On limits to seed production // Am. Naturalist. 1988. Vol. 131. N 5. P. 757—759.

Hall I. V., Aalders L. E., Wood G. W. Female sterility in the common lowbush blueberry *Vaccinium angustifolium* Ait. // Canad. J. Gen. Cyt. 1966. Vol. 7. P. 296—299.

Hardham A. R. Structural aspects of the pathways of nutrient flow to the developing embryo and cotyledons of *Pisum sativum* L. // Aust. J. Bot. 1976. Vol. 24. P. 711—721.

Ho L. C., Lecharny A., Willenbrink J. Sucrose cleavage in relation to import and metabolism of sugars in sink organs // Recent advances in phloem transport and assimilate compartmentation / Ed. by J. L. Bonnemain et al. Nantes, 1991. P. 178—186.

Hodgson J. G. Are families of flowering plants ecologically specialized? // Plants Today. 1989. Vol. 2. N 4. P. 132—138.

Horovitz A., Meiri L., Beiles A. Effects of ovule position in fabaceous flowers on seed set and outcrossing rates // Bot. Gaz. 1976. Vol. 137. N 3. P. 250—254.

Ishikawa R. Studies on the embryo sac and fertilization in *Oenothera* // Ann. Bot. 1918. Vol. 32. N 126. P. 279—317.

Jalouzot M.-F. Aspects ultrastructuraux du sac embryonnaire d'*Oenothera lamarckiana* // C. R. Acad. Sci. Paris. 1975. T. 281. N 18. P. 1305—1308.

Jalouzot M.-F. Ultrastructural aspects of the ovule of *Colchicum autumnale* (*Liliaceae*) // Proc. VII Intern. Cytoembr. Symp. «Embryogenesis in ovulated plants». High Tatra (Račkova dolina), 1982. Bratislava, 1983. P. 183—187.

Janzen D. H. Developmental demography of *Bauhinia pauletia* Pers. (*Leguminosae*) seeds and ovules // Brenesia. 1977. N 12/13. P. 105—111.

Jensen W. A. The ultrastructure and histochemistry of the synergids of cotton // Am. J. Bot. 1965. Vol. 52. P. 238—256.

Johansson M., Walles B. Functional anatomy of the ovule in broad bean (*Vicia faba* L.): ultrastructural seed development and nutrient pathways // Ann. Bot. 1994. Vol. 74. N 3. P. 233—244.

Johri B. M. Nutrition of the embryo sac // Proc. of the Summer School of Botany. Darjeeling, 1962. P. 106—118.

Johri B. M., Ambegaokar K. B., Srivastava P. S. Nutrition of the anther, ovule and seed // Comparative embryology of angiosperms. Heidelberg, 1991.

Joshi N. V., Uma Shaanker, Ganeshaiah K. N. The «neighbour effect» and its role in shaping the positional pattern of seed development in fruits: an illustration from the pods of *Erythrina suberosa* // Curr. Sci. (India). 1993. Vol. 65. N 3. P. 234—238.

Kallarackal I., Bhatnagar S. P. Cytochemical studies on the integument and integumentary tapetum in *Linaria bipartita* (Vent.) Will. // Caryologia. 1981. Vol. 34. N 4. P. 447—455.

Kudlicka K., Kuras M., Rodkiewicz B. Embryo sac development in *Stellaria media* // Acta Bot. Soc. Polon. 1981. Vol. 50. N 1—2. P. 143—146.

Kühn G. Beiträge zur Kenntnis der intraseminalen Leitbundel bei den Angiospermen // Bot. Jahrb. Syst. 1928. Bd 61. H. 5. S. 325—385.

Lee T. D. Patterns of fruit maturation: a gametophyte competition hypothesis // Am. Naturalist. 1984. Vol. 123. N 3. P. 427—432.

Link A. J. The morphological development of the fruit of *Pisum sativum* var. *alaska* // Phytomorphology. 1961. Vol. 11. N 1. P. 79—84.

Lonay H. Contribution à l'étude des rélations entre la structure des differentes parties de l'ovule et la nutrition générale de celui-ci avant et après la lécondation // Bull. Clas. Sci. Acad. Royal. Belg. 1922. T. 8. P. 24—45.

López-Almansa J. C., Yeung E. C., Gil L. Abortive seed development in *Ulmus minor* (*Ulmaceae*) // Bot. J. Linn. Soc. 2004. Vol. 145. P. 455—467.

Lötscher P. K. Über den Bau und Funktionen der Antipoden in der Angiospermen-Samenanlage // Flora. 1905. Bd 94. H. 2. S. 213—262.

Maheshwari P., Kapil R. N. Some indian contributors to the morphology of angiosperms // Phytomorphology. 1966. Vol. 16. N 1—2. P. 111—238.

Malik C. P., Vermani S. Physiology of sexual reproduction. A histochemical study of the embryo sac development in *Zephyranthes rosea* and *Lagenaria vulgaris* // Acta Histochem. 1975. Vol. 53. P. 244—280.

Marcelis L. F. M., Baan Hofman-Eijer L. R. Effects of seed number on competition and dominance among fruits in *Capsicum annuum* L. // Ann. Bot. 1997. Vol. 79. N 6. P. 687—693.

Marinos N. G. Embryogenesis of the pea (*Pisum sativum*). I. The cytological environment of the developing embryo // Protoplasma. 1970. Vol. 70. N 3—4. P. 261—279.

Marsden M. P. E., Meinke D. W. Abnormal development of the suspensor in an embryo-lethal mutant of *Arabidopsis thaliana* // Am. J. Bot. 1985. Vol. 72. N 11. P. 1801—1812.

Marshall D. L., Ellstrand N. C. Effective mate choice in wild radish: evidence for selective seed abortion and its mechanism // Am. Naturalis. 1988. Vol. 131. N 5. P. 739—756.

Masand P., Kapil R. Nutrition of the embryo sac and embryo — a morphological approach // Phytomorph. 1966. Vol. 16. N 2. P. 158—175.

Maze J., Lin S. C. A study of the mature megagametophyte of *Stipa elmeri* // Canad. J. Bot. 1975. Vol. 53. N 24. P. 2958—2977.

Meinke D. W. Embryo-lethal mutants of *Arabidopsis thaliana*: evidence for gametophytic expression of the mutant genes // Theor. Appl. Genet. 1982. Vol. 63. P. 381—386.

Menges E. S., Waller D. M., Gawler S. C. Seed set and seed predation in *Pedicularis furbishiae*, a rare endemic of the St. John River, Maine // Am. J. Bot. 1986. Vol. 73. N 8. P. 1168—1177.

Mikesell J. Comparative development of viable and aborted ovules in *Phytolacca americana* L. (*Phytolaccaceae*) // Bot. Gaz. 1988. Vol. 149. N 2. P. 196—202.

Mikesell J. Anatomy of terminal haustoria in the ovule of plantain (*Plantago major* L.) with taxonomic comparison to other angiosperm taxa // Bot. Gaz. 1990. Vol. 151. N 4. P. 452—464.

Mikulska E., Rodkiewicz B. Fine structure of four-nucleate stages and the central cell of *Lilium regale* embryo sac // Flora. Abt. A. 1967a. Bd 157. N 5. S. 365—372.

Mikulska E., Rodkiewicz B. Ultrastructure of the maturating embryo sac of *Lilium regale* // Acta Bot. Soc. Polon. 1967b. Vol. 36. N 3. P. 555—566.

Mogensen H. L. Some histochemical, ultrastructural, and nutritional aspects of the ovule of *Quercus cambelii* // Am. J. Bot. 1973. Vol. 60. N 1. P. 48—54.

Mogensen H. L. Ovule abortion in *Quercus* (*Fagaceae*) // Am. J. Bot. 1975. Vol. 62. N 2. P. 160—165.

Mogensen H. L. Ultrastructural localization of adenosine triphosphotase in the ovules of *Saintpaulia ionantha* (*Gesneriaceae*) and its relation to synergid function and embryo sac nutrition // Am. J. Bot. 1981a. Vol. 68. N 2. P. 183—194.

Mogensen H. L. Translocation of uranin within the living ovules of selected species // Am. J. Bot. 1981b. Vol. 68. N 2. P. 195—199.

Mogensen H. L. Ultracytochemical localization of plasma membrane-accociated phosphatase activity in developing tobacco seeds // Am. J. Bot. 1985. Vol. 72. N 5. P. 741—754.

Mogensen H. L., Pollak P. E. Biochemical studies of Mg^{2+}, K^{+} — dependent phosphatase activity in the ovules of *Nicotiana tabacum* before fertilization // Phytomorphology. 1982. Vol. 32. P. 109—115.

Mogensen H. L., Rossiter P. P. Biochemical determination of Mg^{2+}, K^{+} — dependent diethylstilbestrol-inhibited phosphatase activity in the ovules of *Saintpaulia ionantha* before fertilization // Am. J. Bot. 1982. Vol. 69. N 8. P. 1322—1325.

Mogensen H. L., Suthar H. K. Ultrastructure of the egg apparatus of *Nicotiana tabacum* (*Solanaceae*) before and after fertilization // Bot. Gaz. 1979. Vol. 140. N 2. P. 168—179.

Murray D. R. Nutritive role of seedcoats during embryo development in *Pisum sativum* L. // Plant Physiol. 1979. Vol. 64. N 5. P. 763—769.

Nath R. Structural and functional aspects of ovule of *Jussieua repens* Linn. (*Onagraceae*) with emphasis on hypostase // Phytomorphology. 1993. Vol. 43. P. 275—286.

Navarro L. Effect of pollen limitation, additional nutriens, flower position and flowering phenology on fruit and seed production in *Salvia verbenaca* (*Lamiaceae*) // Nordic J. Bot. 1998. Vol. 18. N 4. P. 441—446.

Neumann U., Brandizzi F., Hawes Ch. Protein transport in plant cells: in and out of the Golgi // Ann. Bot. 2003. Vol. 92. N 2. P. 167—180.

Newcomb W. The development of the embryo sac of sunflower *Helianthus annuus* before fertilization // Canad. J. Bot. 1973a. Vol. 51. N 5. P. 863—878.

Newcomb W. The development of the embryo sac of sunflower *Helianthus annuus* after fertilization // Canad. J. Bot. 1973b. Vol. 51. N 5. P. 879—890.

Newcomb W., Steeves T. A. Helianthus annuus embryogenesis: embryo sac wall projection before and after fertilization // Bot. Gaz. 1971. Vol. 132. N 4. P. 367—371.

Nikiticheva Z. I. The suspensor structure in some angiosperms // Proc. VII Intern. Cytoembr. Symp. «Embryogenesis in ovulated plants». High Tatra (Račkova dolina), 1982. Bratislava, 1983. P. 279—282.

Noren C. O. Zur Kenntnis der Entwicklung von *Saxegotheca conspicua* Lindl. // Svensk Bot. Tidskr. 1908. N 2. P. 101—122.

O'Donnel M. E., Bawa K. S. Gamete selection and patterns of ovule and seed abortion // Curr. Sci. (India). 1993. Vol. 65. N 3. P. 214—219.

Oparka K. J., Gates P. Transport of assimilates in the developing caryopsis of rice (*Oryza sativa* L.). Ultrastructure of the pericarp vascular bundle and its connections with the aleurone layer // Planta. 1981. Vol. 151. P. 561—573.

Ortega-Olivencia A., Devesa J. A. Seed set and germination in some wild species of *Vicia* from SW Europe (Spain) // Nord. J. Bot. 1997. Vol. 17. N 6. P. 639—648.

Palser B. F., Rouse J. L., Williams E. G. Aberrant ovules and megagametophytes in *Rhododendron nuttalii* (*Ericaceae*) // Bot. Gaz. 1990. Vol. 151. N 1. P. 73—87.

Penot M. Étude du rôle des appels moléculaires dans la circulation libérienne // Thèses Fac. Sci. Univ. Strasbourg. 1965. P. 1—49.

Penot M. Étude de la migration orientée du 14 C dans le liber de *Tradescantia viridis* // C. R. Acad. Sci. Paris. 1966. T. 262. P. 874—877.

Philipson M. N. The haustorial synergids of *Cortaderia* (*Gramineae*) at maturity // Acta Soc. Bot. Pol. 1981. Vol. 50. N 1—2. P. 151—160.

Pimienta E., Polito V. S. Ovule abortion in «Nonpareil» almond (*Prunus dulcis* [Mill.] D. A. Webb) // Am. J. Bot. 1982. Vol. 69. N 6. P. 913—920.

Rietsema J., Satina S., Blakeslee A. F. On the nature of embryo inhibitor in ovular tumors of *Datura* // Proc. Nat. Acad. Sci. Wash. 1954. Vol. 40. P. 424—431.

Robards A. W., Lucas W. J. Plasmodesmata // Annu. Rev. Pl. Physiol and Pl. Mol. Biol. 1990. Vol. 41. P. 369—419.

Robinson-Beers K., Pruit R. E., Gasser C. S. Ovule development in wild-type *Arabidopsis* and two female sterile mutants // Pl. Cell. 1992. Vol. 4. P. 1237—1249.

Rost T. L., Lersten N. R. Transfer aleurone cells in *Setaria lutescens* (*Gramineae*) // Protoplasma. 1970. Vol. 71. N 4. P. 403—408.

Satina S., Rappaport J., Blakeslee A. F. Ovular tumors connected with incompatible crosses in *Datura* // Am. J. Bot. 1950. Vol. 37. P. 576—586.

Sato S.-I. Changes in the distribution of iron during embryo sac of *Hemerocallis middendorffii* var. *esculenta* // Japan. J. Genet. 1986. Vol. 61. P. 83—87.

Schulz P., Jensen W. A. Capsella embryogenesis: the egg, zygote and young embryo // Am. J. Bot. 1968. Vol. 55. N 7. P. 807—819.

Schulz P., Jensen W. A. Capsella embryogenesis: the suspensor and the basal cell // Protoplasma. 1969. Vol. 67. P. 139—163.

Schulz P., Jensen W. A. Cotton embryogenesis: the early development of the free nuclear endosperm // Am. J. Bot. 1977. Vol. 64. P. 384—394.

Sedgley M. Ovule and seed development in *Eucalyptus woodwardii* Maiden (Symphyomyrtus) // Bot. Gaz. 1989. Vol. 150. N 3. P. 271—280.

Shamrov I. I. The ovule of *Swertia iberica* (*Gentianaceae*): structural and functional aspect // Phytomorphology. 1991. Vol. 41. N 3—4. P. 213—229.

Shamrov I. I. Structural and functional aspects of ovule development in some flowering plants // Proc. XI Intern. Symp. «Embryology and seed reproduction». Leningrad, 1990. St. Petersburg, 1992. P. 501—502.

Shamrov I. I. Ovule classification in flowering plants — new approaches and concepts // Bot. Jahrb. Syst. 1998. Vol. 120. N 3. P. 377—407.

Shamrov I. I. Translocation pathways for metabolites in developing ovules of *Gentiana cruciata* L., *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br., *Gagea stipitata* Merklin and *Luzula pedemontana* Boiss. et Reut. // Acta Biol. Crac. Ser. Bot. 2000. Vol. 42. N 1. P. 61—67.

Shamrov I. I., Anisimova G. M. Stages of structural-functional reorganization during ovule and seed development // Бот. журн. 2003a. Т. 88. № 12. С. 37—61.

Shamrov I. I., Anisimova G. M. Developmental abnormalities during ovule and seed formation in *Vaccinium myrtillus* L. (*Ericaceae*) under industrial pollution // Матер. IV Міжнар. наук. конфер. «Промислова ботаніка: стан та перспективи розвитку». Донецьк, Україна, 2003b. С. 169—171.

Shannon J. C., Poeter G. A., Knievel D. P. Phloem unloading and transfer of sugars into developing corn endosperm // Proc. Int. Conf. «Phloem transport». New York, 1986. Vol. 1. P. 265—277.

Sheridan W. F., Neuffer M. G. Maize development mutants, embryos unable to form leaf primordia // J. Heredity. 1982. Vol. 73. P. 318—329.

Singh M., Bhalla P. L., Malik C. P. Peroxidase localization during embryogenesis in *Tropaeolum majus* // Phytomorphology. 1979. Vol. 29. N 3—4. P. 306—309.

Shuraki Y. D., Sedgley M. Fruit development of *Pistacia vera* (*Anacardiaceae*) in relation to embryo abortion and abnormalities at maturity // Austr. J. Bot. 1996. Vol. 44. N 1. P. 35—45.

Stephenson A. G. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1981. Vol. 12. P. 253—279.

Steyn E. M. A., Robbertse P. J., Smith D. An anatomical study of ovary-to-cuke development in consistently low-producing trees of the «Fuerte» avocado (*Persea americana* Mill.) with special reference to seed abortion // Sex. Pl. Reprod. 1993. Vol. 6. N 1. P. 87—97.

Stushnoff C., Palser B. F. Embryology of five *Vaccinium* taxa including diploid, tetraploid, and hexaploid species or cultivars // Phytomorphology. 1969. Vol. 19. P. 312—331.

Subramanyam K. An embryological study of *Lobelia pyramidalis* Wall, with special reference to the mechanism of nutrition of the embryo in the family *Lobeliaceae* // New Phytol. 1949. Vol. 48. N 3. P. 365—373.

Subramanyam K. Nutritional mechanism of the seed. I. Nutritional mechanism of the embryo sac // J. Madras Univ. Sect. B. 1960a. Vol. 30. P. 29—44.

Subramanyam K. Nutritional mechanism of the seed. II. Nutritional mechanism of the embryo // J. Madras Univ. Sect. B. 1960b. Vol. 30. P. 45—56.

Summer M. J. Development of the megagametophyte central cell of *Brassica campestris* // Am. J. Bot. 1989. Vol. 76. N 6. P. 60.

Summer M. J., Van Caeseele L. The ultrastructure and cytochemistry of egg apparatus of *Brassica campestris* // Canad. J. Bot. 1989. Vol. 67. N 1. P. 177—190.

Sung S.-S., Sheih W. J., Geiger D. R., Black C. C. Growth, sucrose synthase, invertase activities of developing *Phaceolus vulgaris* L. fruits // Plant Cell Envir. 1994. Vol. 17. P. 419—426.

Thorne J. H. Phloem unloading of C and N assimilates in developing seeds // Ann. Rev. Plant Physiol. 1985. Vol. 36. P. 317—343.

Tilton V. R. Aberrant ovules in angiosperms: A review of selected examples and new observations on *Ornithogalum caudatum* (*Liliaceae*) // Proc. Iowa Acad. Sci. 1980a. Vol. 87. P. 23—28.

Tilton V. R. Hypostase development in *Ornithogalum caudatum* (*Liliaceae*) and notes on other types of modifications in the chalaza of angiosperms ovules // Canad. J. Bot. 1980b. 58 : 2059—2066.

Tilton V. R., Lersten N. R. Ovule development in *Ornithogalum caudatum* (*Liliaceae*) with a review of selected papers on angiosperm reproduction. III. Nucellus and megagametophyte // New Phytol. 1981. Vol. 88. N 3. P. 439—457, 459—476, 477—504.

Tilton V. R., Mogensen H. L. Ultrastructural aspects of the ovule of *Agave parryi* before fertilization before fertilization // Phytomorphology. 1979. Vol. 29. N 3—4. P. 338—350.

Tilton V. R., Wilcox L. W., Palmer R. G., Albertsen M. C. Stigma, style and obturator of soybean, *Glycine max* (L.) Herr. (*Leguminosae*) and their function in the reproductive process // Am. J. Bot. 1984. Vol. 71. N 4. P. 676—686.

Titova G. E., Shamrov I. I., Zakharova A. A. Ovule and seed development in *Trapa natans* L. in connection with the specific embryo sac structure, absence of endosperm and pseudomonocotyly // Bull. Polish. Acad. Sci. 1997. Vol. 45. N 2—4. P. 81—92.

Tukey H. B. Embryo abortion in early-ripening varieties of *Prunus avium* // Bot. Gaz. 1933. Vol. 94. N 3. P. 433—468.

Van Dongen J. T., Ammerlaan A. M. H., Wouterlood M. et al. Structure of the developing pea seed and post-phloem transport pathway of nutrient // Ann. Bot. 2003. Vol. 91. N 6. P. 729—737.

Van Went J. L. Integumentary tapetum in *Impatiens walleriana* ovules // Dedicatory volume to Prof. A. Lebègue «Some aspects and actual orientations in plant embryology». 1989. Université de Picardie, Amiens, France. P. 271—279.

Vassilyev A. E., Lobkov P. A. Filiform apparatus of synergids: structure and functions // Abstr. XI Intern. Symp. «Embryology and seed reproduction». Leningrad, 1990. P. 129.

Vaughton G. Nonrandom patterns of fruit set in *Banksia spinulosa* (*Proteaceae*): interovary competition within and among inflorescens // Int. J. Pl. Sci. 1993. Vol. 154. N 2. P. 306—313.

Vishnyakova M. A. Callose as an indicator of sterile ovules // Phytomorphology. 1991. Vol. 41. N 3—4. P. 245—252.

Vijayaraghavan M. R., Jensen W. A., Ashton M. E. Synergids of *Aquilegia formosa* — their histochemistry and ultrastructure // Phytomorphology. 1972. Vol. 22. N 2. P. 144—159.

Vijayaraghavan M. R., Misra G., Saxena P. Nutrient transport during embryonic development in angiosperm plants // Sci. Prog., Oxf. 1988a. Vol. 72. P. 467—480.

Vijayaraghavan M. R., Misra G., Sujata V. Wandlabyrinthe in the embryo sac of *Nigella damascena* L. // Proc. Indian Acad. Sci., Plant Sci. 1988b. Vol. 98. N 4. P. 261—268.

Vijayaraghavan M. R., Neeru Seth, Alka Jain. Ultrastructure and histochemistry of angiosperm embryo sac — an overview // Proc. Indian Nat. Sci. Acad., part B. 1988c. Vol. 54. N 1. P. 93—110.

Von Teigman I., Van Wyk A. E. Trends in the evolution of dicotyledonous seeds based on character associations, with special reference to pachychalazy and recalcitrance // Bot. J. Linn. Soc. 1991. Vol. 105. P. 211—237.

Wang N., Fisher D. B. The use of fluorescent tracers to characterize the port-phloem transport pathway in maternal tissues of developing wheat grains // Plant Physiol. 1994. Vol. 104. P. 17—27.

Wiens D., Calvin C. L., Wilson C. A. et al. Reproductive success, spontaneous embryo abortion and genetic load in flowering plants // Oecologia. 1987. Vol. 71. N 5. P. 501—509.

Willemse M. T. M., Bednara J. Polarity during megasporogenesis in *Gasteria verrucosa* // Phytomorp. 1979. Vol. 29. N 1. P. 156—165.

Willemse M. T. M., Franssen-Verheijen M. A. W. Ovular development // Proc. VII Intern. Cytoembr. Symp. «Fertilization and embryogenesis in ovulated plants». High Tatra (Račkova dolina), 1982. Bratislava, Czechoslovakia, 1983. P. 177—181.

Willemse M. T. M., Van Went J. L. The female gametophyte // The embryology of angiosperms / Ed. by B. M. Johri. Berlin etc., 1984. P. 159—196.

Wilms H. J. Development and composition of the spinach ovule // Acta Bot. Neerl. 1980. Vol. 29. N 4. P. 243—260.

Wilms H. J. Ultrastructure of the developing embryo sac of spinach // Acta Bot. Neerl. 1981. Vol. 30. N 1—2. P. 75—99.

Wittich P. E. Seed development and carbohydrates. PhD Thesis, 1998. Wageningen. 178 p.

Yu F. L., Zhao J., Liang S.-P., Yang H.-Y. Ultracytochemical localization of calcium in the gynoecium and embryo sac of rice // Acta Bot. Sin. 1999. Vol. 41. N 2. P. 125—129.

Zhang Zhen-jue, Zheng Guo-ji. Translocation of uranin within the living ovules of vanilla // Acta Bot. Sin. 1988. Vol. 30. N 5. P. 490—493.

Zimmerman M., Pyke G. H. Reproduction in *Polemonium*: assessing the factors limiting seed set // Am. Naturalist. 1988. Vol. 131. N 5. P. 723—738.

SUMMARY

The complex of markers for the diagnostics of aberrant ovules and seeds is revealed. These features include deviations from the norm in development and structure (change of development dynamics and substance accumulation in the tissues, precocious degeneration, absence or formation of additional structures) and disturbances in metabolite transport as well. Possible pathways of metabolites translocation and redistribution in developing ovules and seeds are discussed.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.262

© **А. А. Гончаров**

АНАЛИЗ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ СВЯЗЕЙ В КЛАССЕ *ZYGNEMATOPHYCEAE* (*STREPTOPHYTA*) НА ОСНОВЕ СРАВНЕНИЯ НУКЛЕОТИДНЫХ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЕЙ 18S рДНК

A. A. GONTCHAROV. ANALYSIS OF PHYLOGENETIC RELATIONSHIPS IN THE CLASS *ZYGNEMATOPHYCEAE* (*STREPTOPHYTA*) BASED ON THE 18S rDNA SEQUENCE COMPARISONS

Биолого-почвенный институт ДВО РАН
690022 Владивосток, пр. 100-летия Владивостока, 159
Факс (4232) 310-193
E-mail: gontcharov@ibss.dvo.ru

Поступила 17.11.2004
Окончательный вариант получен 13.04.2005

В работе приведены результаты молекулярно-филогенетического анализа нуклеотидных последовательностей 18S рДНК 103 видов *Streptophyta* (84 вида класса *Zygnematophyceae*) с использованием сложных эволюционных моделей и методов максимального правдоподобия, объединения соседей, максимальной парсимонии и Бейеса. По результатам всех анализов род *Spirotaenia* помещается среди стрептофитовых и достоверно не входит в кладу *Zygnematophyceae*, что ставит под сомнение его принадлежность к классу. Согласно молекулярным данным, порядок *Desmidiales* является монофилетичным и занимает вершинное положение на дереве, тогда как представители *Zygnematales* образуют несколько парафилетичных клад в его основании. При этом оба семейства порядка — *Mesotaeniaceae* и *Zygnemataceae* — также не монофилетичны. В порядке *Desmidiales* семейства *Gonatozygaceae* и *Closteriaceae* формируют устойчивые базальные клады, а *Peniaceae* и *Desmidiaceae* образуют единую вершинную группу. Полученные нами данные убедительно показали, что некоторые роды из состава *Zygnematales* не являются монофилетичными, и указали на необходимость пересмотра их концепций. В работе обсуждаются противоречия между результатами молекулярно-филогенетических анализов и таксономической структурой класса, основанной на фенотипических признаках.

Ключевые слова: конъюгирующие водоросли, *Zygnematophyceae*, 18S рДНК, молекулярная филогения.

Зеленые конъюгирующие водоросли являются неотъемлемым компонентом всех пресноводных экосистем и играют существенную роль в трофических цепях водоемов (Coesel, 1997). Эта группа растительных организмов, объединяющая коккоидные, колониальные и многоклеточные нитчатые формы, характеризуется особым типом полового размножения — конъюгацией, при котором происходит слияние не имеющих жгутиков амебоидных гамет. Отсутствие не только жгутиковых стадий, но и любых следов жгутикового аппарата на протяжении всего жизненного цикла — еще одна отличительная черта представителей группы. Эти признаки не имеют аналогов у других автотрофных организмов, что обусловливает обособленное положение конъюгат. В то же время их принадлежность к зеленым водорослям никогда серьезно не оспаривалась, и большинство исследователей рассматривали эту группу в ранге порядка или класса в составе *Chlorophyta* (West, 1916; Мейер, 1951б, 1962; Топачевский, 1953; Hoek et al., 1995, и др.). Вместе с тем из-за уникальности признаков были и попытки придать ей ранг подотдела (Голлербах, Полянский, 1951; Косинская, 1952; Паламарь-Мордвинцева, 1982) или даже отдела (Воденичаров, 1972; Hashaw et al., 1990). По мере развития биохимических и ультраструктурных исследований стали выявляться факты, подчеркивающие отличия конъюгат от остальных зеленых водорослей и указывающие на их близость с харовыми и наземными растениями (Frederick et al., 1973; Mishler, Churchill, 1985; Graham et al., 1991). В последнее время конъюгаты рассматриваются в ранге самостоятельного класса *Zygnematophyceae* в составе отдела *Streptophyta* (Bremer, 1985; Bremer et al., 1987).

Существующие классификационные схемы конъюгат основаны преимущественно на использовании морфологических признаков. Они выделяют одни и те же достаточно хорошо очерченные группы видов и различаются между собой только таксономическим рангом этих групп. На наш взгляд, наиболее обоснованной и естественной выглядит классификация M. Mix (1972), базирующаяся на признаках ультраструктуры клеточной стенки и признающая в составе класса два порядка — *Zygnematales* с двумя семействами и *Desmidiales* — с четырьмя. Немногочисленность общих для всех конъюгат признаков и, самое главное, почти полное отсутствие признаков, общих для конъюгат и других представителей отдела *Streptophyta*, не позволяют сравнивать и тестировать различные филогенетические гипотезы.

Все семейства и большая часть родов класса были описаны более 100 лет назад и с тех пор их концепции практически не претерпели изменений. В то же время едва ли не с момента описания многие роды считались искусственными и предпринимались многочисленные попытки их дробления на более мелкие и морфологически однородные таксоны. Наиболее проблемными в этом отношении считаются *Cosmarium* Corda ex Ralfs и *Staurastrum* Meyen ex Ralfs, на долю которых приходится около 50 % видового разнообразия класса. Исключительная вариабельность морфологических признаков в родах зачастую не позволяет провести четкую границу между ними. Эти же причины затрудняют эволюционный анализ морфологических и иных признаков в группе.

Появление новых методов филогенетических исследований, основанных на сравнении нуклеотидных последовательностей различных участков генома организмов, существенно увеличивающих число признаков, доступных для сравнительного анализа, позволяет подойти к решению давних эволюционных проблем с новых позиций. Целью нашей работы было установить филогенетические связи между представителями класса *Zygnematophyceae* на основе сравнения их 18S рДНК последовательностей и проанализировать процесс морфологической дифференциации в нем, а также провести тестирование концепций некоторых родов.

Материалы и методы

1. Источники культур водорослей, методы их выделения и культивирования

Материалом для настоящего исследования послужили 84 штамма конъюгат, полученные из различных коллекций (происхождение использованных штаммов указано в базе данных GenBank). Культивирование водорослей проводилось в стандартных условиях на среде WARIS-H (McFadden, Melkonian, 1986) при 20 °С, интенсивности освещения 40 μmol m^{-2} s^{-1} и световом цикле 14 ч освещения на 10 ч темноты.

2. Выделение, амплифицирование и секвенирование ДНК

Для выделения общей ДНК клетки водоросли, находящиеся в логарифмической фазе роста (2—6 недель), подвергались мягкой обработке ультразвуком для разрушения слизистой оболочки клеток (Surek, Sengbusch, 1981), промывались дистиллированной водой несколько раз и осаждались центрифугированием. Дальнейшее выделение и очистка ДНК проводились с использованием QIAGEN DNeasy Plant Mini Kit (QIAGEN, Hilden, Germany), следуя инструкциям производителя. Амплифицирование участка рибосомального оперона, кодирующего 18S рДНК, проводили с помощью полимеразной цепной реакции (Polymerase Chain Reactions, далее ПЦР) согласно протоколу Marin, Klingberg, Melkonian (1998) с использованием ПЦР праймеров с 5′-биотиновой меткой. ПЦР продукты очищались с помощью Dynabeads M-280 (Dynal Biotech, Oslo, Norway), следуя инструкциям производителя, и использовались для приготовления реакционных смесей для секвенирования (протокол Hoef-Emden, Marin, Melkonian, 2002). Определение последовательности ДНК продуктов проводилось на DNA-секвенаторе Li-Cor IR^2 (Li-Cor Inc., Lincoln, NE, USA).

3. Выравнивание последовательностей и построение филогенетических деревьев

Нуклеотидные последовательности выравнивали вручную в программе SeaView (Galtier et al., 1996), следуя консервативным элементам первичной и вторичной структур кодирующего участка 18S рДНК (Wuyts et al., 2000, 2001).

Филогенетические деревья строили с использованием методов максимального правдоподобия (Maximum Likelihood, далее ML), объединения соседей (Neighbourhood-Joining, далее NJ) и максимальной парсимонии (Maximum Parsimony, далее MP) в филогенетической программе PAUP 4.0b10 (Swofford, 1998), а также Бейесовского подхода (Bayesian Inference, далее BI) в программе MrBayes v3.0b3 (Huelsenbeck, Ronquist, 2001). Эволюционные модели для ML- и NJ-анализов выбирали в программе Modeltest 3.04 (Posada, Crandall, 1998) на основе результатов теста отношений правдоподобия (likelihood ratio test, LRT), оценивающего соответствие моделей эволюции нуклеотидных последовательностей наблюдаемым данным. Дистанции для NJ-анализа рассчитывали через ML-оптимизацию. Для ML- и MP-анализов использовали эвристический поиск оптимальной топологии. Начальное ML-дерево получали при последовательном добавлении таксонов. При BI-анализе создавали 2 млн генераций цепей Маркова, отбирая пробы каждых 100 генераций, т. е. 10 000 проб. Первые 1000 проб исключали из анализа как «burn-in». Устойчивость (статистическую поддержку) филогенетических деревьев оценивали методом бутстрепа (Felsenstein, 1985), используя 1000 бутстреп-реплик и определяя апостериорные вероятности (Posterior Probabilities, далее PP) в BI. Значения процента бутстрепа (Bootstrap Percentage, далее BP) менее 50 % и PP менее 0.90 не рассматривались и не указаны на рисунке. В бутстреп-анализе MP-деревьев в каждой реплике проводили 10 эвристических поисков оптимальной топологии со случайным порядком добавления таксонов.

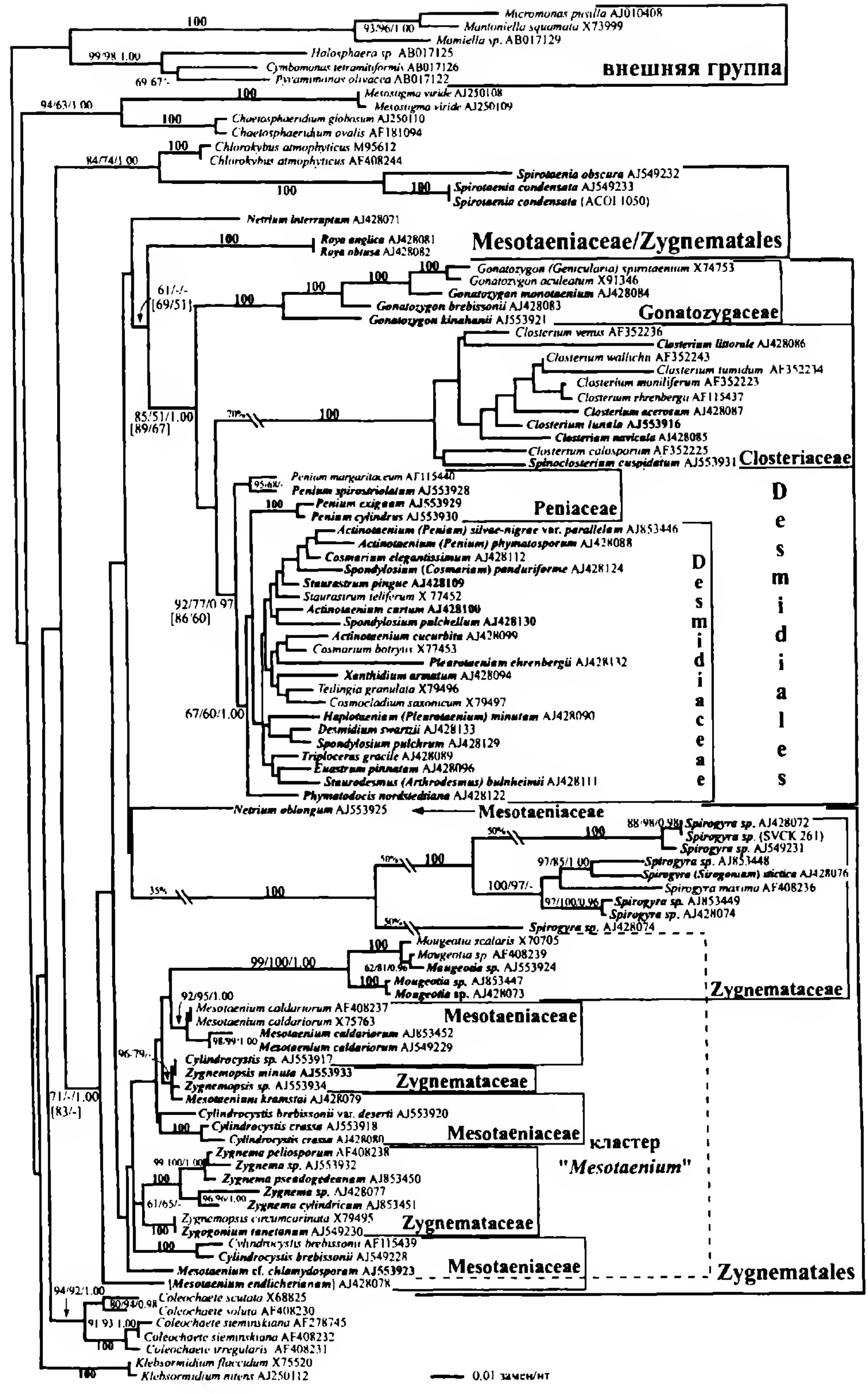
Результаты

ПЦР-продукты, полученные в результате амплификации 18S рДНК у 78 из 84 исследованных видов конъюгат, были примерно 2200 нт дл. из-за присутствия в них 1506 интрона I группы в непосредственной близости от 3′-конца кодирующего региона. У 3 штаммов *Spirogyra* sp. (SVCK 253, 261 и M 2157) и 3 штаммов *Spirotaenia* эти ампликоны имели стандартную для большинетва эукариот длину (около 1800 нт), а их секвеирование не обнаружило наличия интрона, типичного для конъюгат (Besendahl, Bhattacharya, 1999; Bhattacharya et al., 1994, 1996). В описываемых далее анализах использовались только кодирующие участки 18S рДНК, не имевшие существенных инделей.

Используя новые и полученные из базы данных GenBank последовательности 18S рДНК, мы создали матрицу данных, включающую 103 вида водорослей из отделов *Streptophyta* и *Chlorophyta*. Класс *Zygnematophyceae* был представлен 84 таксонами из 28 родов (около 50 % от общего числа) и 6 семейств, признаваемых нами в классе. Другие группы стрептофитовых водорослей — 13 видами, а празинофитовые (*Chlorophyta*), взятые в качестве внешней группы, — 6 видами. Отбирая репрезентативные таксоны для анализа, мы попытались по возможности полно представить морфологическое и таксономическое разнообразие класса *Zygnematophyceae*. Для этого набора видов нами была установлена гомология 1726 нт, из которых 1055 нт были инвариантны, 553 нт — информативны с точки зрения метода MP, а 118 нт — неинформативны.

Филогенетическое дерево, показанное на рисунке, было получено ML-методом с использованием TrN-модели эволюции нуклеотидных последовательностей, дополненной пропорцией инвариантных позиций (*I*) и параметром гамма (*Г*), корректирующим неравномерность распределения мутаций в матрице данных. Топологии, полученные NJ-, MP- и BI-методами лишь незначительно отличались от представленной порядком ветвления базальных ветвей, не имевших статистической поддержки. Большая часть видов *Zygnematophyceae* (81 из 84) объединена в умеренно поддержанную (71 % BP в NJ-анализе, 1.00 PP) кладу. Род *Spirotaenia* Brèb. ex Ralfs (100 % BP 1.00 PP) располагается за пределами этой клады среди стрептофитовых водорослей и имеет *Chlorokybus* Geitler (*Chlorokybophyceae*) в качестве сестринского таксона (>74 % BP поддержки, 1.00 PP). Следует отметить, что клада видов *Spirogyra* Link, входящая в кладу класса, имеет очень длинную ветвь, свидетельствующую о повышенной скорости накопления мутаций в 18S рДНК слагающих ее видов. Наличие таких дивергентных последовательностей в матрице данных иногда снижает достоверность анализа за счет эффекта притяжения длинных ветвей (Long Branch Attraction; Hendy, Penny, 1989), что, возможно, и обусловило положение *Spirotaenia*. Однако, когда виды *Spirogyra* были исключены из анализа, монофилия класса не была восстановлена. Напротив, статистическая значимость ветви, отделяющей большинство *Zygnematophyceae* от *Spirotaenia*, возросла (83 % в NJ-анализе).

Водоросли, традиционио отнесимые к порядку *Zygnematales* (*Mesotaeniaceae* и *Zygnemataceae*), образуют несколько парафилетичных клад в основании клады класса (см. рисунок). Это не имеющий статистической поддержки «*Mesotaenium*-кластер», *Spirogyra*, две ветви *Netrium* (Näg.) Itz. et Rothe ex Rabenh. и клада *Roya* West et West. Зигнемовые *Netrium interruptum* (Brèb. ex Ralfs) Lütkem. и *Roya* являются сестринскими таксонами клады *Desmidiales* (только близость *Roya* слабо поддержана бутстрепом). Среди исследованных таксонов *Zygnematales* виды родов *Mougeotia* Ag., *Zygnema* Ag., *Roya* (две идентичные последовательности) и


100
93/96/1.00
Micromonas pusilla AJ010408
Mantoniella squamata X73999
Mamiella sp. AB017129
99/98/1.00
Halosphaera sp. AB017125
Cymbomonas tetramitiformis AB017126
69/67/-
Pyramimonas olivacea AB017122
внешняя группа
94/63/1.00
100
Mesostigma viride AJ250108
Mesostigma viride AJ250109
100
Chaetosphaeridium globosum AJ250110
Chaetosphaeridium ovalis AF181094
84/74/1.00
100
Chlorokybus atmophyticus M95612
Chlorokybus atmophyticus AF408244
Spirotaenia obscura AJ549232
100
100
Spirotaenia condensata AJ549233
Spirotaenia condensata (ACOI 1050)
Netrium interruptum AJ428071
100
Roya anglica AJ428081
Roya obtusa AJ428082
Mesotaeniaceae/Zygnematales
61/-/-
[69/51]
100
100
100
100
Gonatozygon (Genicularia) spirotaenium X74753
Gonatozygon aculeatum X91346
Gonatozygon monotaenium AJ428084
Gonatozygon brebissonii AJ428083
Gonatozygon kinahanii AJ553921
Gonatozygaceae
Closterium venus AF352236
Closterium littorale AJ428086
Closterium wallichii AF352243
Closterium tumidum AF352234
Closterium moniliferum AF352223
Closterium ehrenbergii AF115437
Closterium acerosum AJ428087
85/51/1.00
[89/67]
70%
100
Closterium lunula AJ553916
Closterium navicula AJ428085
Closterium calosporum AF352225
Spinoclosterium cuspidatum AJ553931
Closteriaceae
95/68/-
Penium margaritaceum AF115440
Penium spirostriolatum AJ553928
100
Penium exiguum AJ553929
Penium cylindrus AJ553930
Peniaceae
Actinotaenium (Penium) silvae-nigrae var. parallelum AJ853446
Actinotaenium (Penium) phymatosporum AJ428088
Cosmarium elegantissimum AJ428112
Spondylosium (Cosmarium) panduriforme AJ428124
Staurastrum pingue AJ428109
Staurastrum teliferum X 77452
92/77/0.97
[86/60]
Actinotaenium curtum AJ428100
Spondylosium pulchellum AJ428130
Actinotaenium cucurbita AJ428099
Cosmarium botrytis X77453
Pleurotaenium ehrenbergii AJ428132
Xanthidium armatum AJ428094
Teilingia granulata X79496
Cosmocladium saxonicum X79497
67/60/1.00
Haplotaenium (Pleurotaenium) minutum AJ428090
Desmidium swartzii AJ428133
Spondylosium pulchrum AJ428129
Triploceras gracile AJ428089
Euastrum pinnatum AJ428096
Staurodesmus (Arthrodesmus) bulnheimii AJ428111
Phymatodocis nordstedtiana AJ428122
Desmidiaceae
Desmidiales
Netrium oblongum AJ553925
Mesotaeniaceae
88/98/0.98
Spirogyra sp. AJ428072
50%
100
Spirogyra sp. (SVCK 261)
Spirogyra sp. AJ549231
50%
100
97/85/1.00
Spirogyra sp. AJ853448
Spirogyra (Sirogonium) sticticum AJ428076
100/97/-
Spirogyra maxima AF408236
35%
100
97/100/0.96
Spirogyra sp. AJ853449
Spirogyra sp. AJ428074
50%
Spirogyra sp. AJ428074
100
Mougeotia scalaris X70705
Mougeotia sp. AF408239
99/100/1.00
62/81/0.96
Mougeotia sp. AJ553924
100
Mougeotia sp. AJ853447
Mougeotia sp. AJ428073
Zygnemataceae
92/95/1.00
Mesotaenium caldariorum AF408237
Mesotaenium caldariorum X75763
Mesotaeniaceae
98/99/1.00
Mesotaenium caldariorum AJ853452
Mesotaenium caldariorum AJ549229
96/79/-
Cylindrocystis sp. AJ553917
Zygnemopsis minuta AJ553933
Zygnemopsis sp. AJ553934
Zygnemataceae
Mesotaenium kramstai AJ428079
71/-/1.00
[83/-]
Cylindrocystis brebissonii var. deserti AJ553920
100
Cylindrocystis crassa AJ553918
Cylindrocystis crassa AJ428080
Mesotaeniaceae
кластер
"Mesotaenium"
99/100/1.00
Zygnema peliosporum AF408238
Zygnema sp. AJ553932
100
Zygnema pseudogedeanum AJ853450
Zygnema sp. AJ428077
96/96/1.00
61/65/-
Zygnema cylindricum AJ853451
Zygnemopsis circumcarinata X79495
100
Zygogonium tanetanum AJ549230
Zygnemataceae
100
Cylindrocystis brebissonii AF115439
Cylindrocystis brebissonii AJ549228
Mesotaenium cf. chlamydosporum AJ553923
Mesotaeniaceae
(Mesotaenium endlicherianum) AJ428078
Zygnematales
94/92/1.00
80/94/0.98
Coleochaete scutata X68825
Coleochaete soluta AF408230
91/93/1.00
Coleochaete sieminskiana AF278745
Coleochaete sieminskiana AF408232
100
Coleochaete irregularis AF408231
Klebsormidium flaccidum X75520
100
Klebsormidium nitens AJ250112
0.01 замен/нт

Spirogyra образовали монофилетические клады с высокой статистической значимостью (99—100 % BP; 1.00 PP), а три рода — *Netrium*, *Mesotaenium* Näg. и *Cylindrocystis* Menegh. ex de Bary — оказались полифилетическими. Помимо этого, установлены устойчивые клады, включающие виды из разных родов: *Mougeotia*/*Mesotaenium caldariorum* (Lagerh.) Hansgirg и *Zygnema*/*Zygogonium* Kütz./*Zygnemopsis circumcarinata*. Также получена устойчивая (NJ — 96 % и MP — 79 % BP) группа из 4 таксонов/штаммов, относящихся к 3 родам: *Mesotaenium kramstai* Lemm., *Zygnemopsis* sp., *Zygnemopsis minuta* Randhawa and *Cylindrocystis* sp. (штамм UTEX 1926), характеризующаяся почти идентичными (различия только в 1—4 нуклеотида) последовательностями. Характер взаимоотношений этих клад зигнемовых нам установить не удалось, так как порядок их ветвления не имел статистической поддержки.

Порядок *Desmidiales* является терминальным кластером дерева и его монофилетичность поддержана умеренными величинами бутстрепа (NJ — 85 %, MP — 51 %), но высоким значением PP (1.00). Как и в случае со всей кладой конъюгат, статистическая поддержка *Desmidiales* возрастает после удаления *Spirogyra* из матрицы данных (NJ — 89 %, MP — 67 %). Семейства *Gonatozygaceae* (5 видов) и *Closteriaceae* (11 видов), хорошо поддержанные во всех анализах (100 % BP, 1.00 PP), являются базальными группами в порядке, но последовательность их ветвления не определена. Топологически *Gonatozygaceae* ответвляется несколько раньше. После значительного расширения состава проанализированных видов за счет включения всех известных для представителей рода *Closterium* Nitzsch ex Ralfs 18S рДНК последовательностей длина ветви *Closteriaceae* и филогенетическая позиция этой клады не изменились. Представители семейств *Desmidiaceae* и *Peniaceae* формируют статистически значимый (NJ — 92 % и MP — 77 %, см. рисунок) вершинный кластер дерева. При этом род *Penium* Bréb. ex Ralfs распадается на две клады: одна образована крупноклеточными видами *P. margaritaceum* (Ehr.) Bréb. ex Ralfs и *P. spirostriolatum* Barker (68—95 % BP), а другая — видами с мелкими клетками: *P. exiguum* West и *P. cylindrus* (Ehr.) Bréb. ex Ralfs (100 % BP, 1.00 PP). Представитель десмидиевых *Phymatodocis nordstedtiana* Wolle располагается между этими кладами (60—67 % BP, 1.00 PP).

Обсуждение результатов

Монофилия класса *Zygnematophyceae*

Результаты представленного филогенетического анализа зеленых конъюгирующих водорослей в значительной степени согласуются с более ранними исследованиями, в которых анализировались меньшие наборы данных (Bhattacharya et al.,

---

Филогенетическое дерево, основанное на сравнении последовательностей 18S рДНК 84 представителей класса *Zygnematophyceae* и 13 видов других стрептофитных водорослей, а также 6 празинофитовых (*Mamiellales* и *Pyramimonadales*, *Chlorophyta*), взятых в качестве внешней группы.

Величины бутстреп-поддержки (NJ/MP) > 50 % и апостериорных вероятностей (BI) > 0.90 (100 + 100/100/1.00) указаны для всех ветвей, за исключением внутренних в кладах *Closteriaceae* и *Desmidiaceae*. В квадратных скобках приведены значения статистической поддержки основных ветвей дерева, рассчитанные в анализах без представителей рода *Spirogyra*. 18S рДНК последовательности, полученные автором, выделены жирным шрифтом. Названия родов, указываемые в скобках, соответствуют используемым в каталогах коллекций, но не признаваемых нами. Вид, обозначаемый как [*Mesotaenium endlicherianum*], скорее всего, не является таковым. Длинные ветви клад *Closteriaceae* и *Spirogyra* графически уменьшены до 70 и 35 % от исходной длины.

1994; Surek et al., 1994; Besendahl, Bhattacharya, 1999; Denboh et al., 2001; Gontcharov et al., 2003) или другой ген (*rbc*L) в качестве филогенетического маркера (McCourt et al., 1995, 2000). В то же время наши данные выявили неожиданно обособленное положение рода *Spirotaenia* среди конъюгат, предполагающее их полифилетичность. Этот результат противоречит выводам McCourt et al. (1995, 2000) о филогенетической близости родов *Spirotaenia* и *Spirogyra*, полностью согласующимся с традиционными взглядами на их родственные связи. Однако, как было показано A. A. Gontcharov, M. Melkonian (2004), *rbc*L-последовательность (U38700), приписанная *Spirotaenia condensata* (Bréb.) Ralfs, на анализе которой основаны заключения McCourt et al. (1995, 2000), вероятнее всего, была получена из неизвестного штамма *Spirogyra* и является результатом ошибки при работе с культурами водорослей или пробами ДНК. В повторном анализе матрицы данных McCourt et al. (2000), дополненной новыми последовательностями *rbc*L трех видов *Spirotaenia*, была получена топология, идентичная представленной на рисунке, — этот род также достоверно помещался за пределами клады *Zygnematophyceae* и имел *Chlorokybus* в качестве сестринского таксона (Gontcharov, Melkonian, 2004).

Наличие у представителей класса 1506 интрона группы I в последовательностях 18S рДНК является одним из признаков, отличающих их на молекулярном уровне от других стрептофитовых водорослей, не имеющих этого интрона (Bhattacharya et al., 1994; Gontcharov et al., 2003). Ранее было обнаружено, что из более чем 100 исследованных видов конъюгат только у трех близкородственных штаммов *Spirogyra* интрона нет, вероятно, вследствие его вторичной потери (Gontcharov et al., 2003). Отсутствие 1506 интрона групиы I в 18S рДНК последовательностях трех видов *Spirotaenia* подтверждает обособленность рода среди *Zygnematophyceae* (Gontcharov, Melkonian, 2004). Полностью нельзя исключать его возможную потерю и для *Spirotaenia*, однако филогенетическое положение рода среди стрептофитовых водорослей делает данное предположение маловероятным.

Наличие процесса конъюгации у *Spirotaenia* (наблюдавшееся только у 4 нз 25 видов) позволяет предположить, что дивергенция рода с основным стволом конъюгат произошла уже после возникновения этого способа полового размножения. Мы полагаем, что встраивание интрона в 18S рДНК, происшедшее 350—400 млн лет назад (Bhattacharya et al., 1994), и его дальнейшее вертикальное наследование уже не затронули предка *Spirotaenia*. Вероятно, эволюционная линия *Spirotaenia* существует в качестве самостоятельной как минимум столько же времени. Основываясь на данных молекулярно-филогенетических анализов, можно совершенно определенно говорить об отсутствии сестринских отношений между *Spirotaenia* и *Spirogyra*, предполагавшихся долгое время на основании сходства морфологии их хлоропластов и продемонстрированных ранее в филогенетическом анализе McCourt et al. (2000). Мы можем заключить, что *Spirotaenia* является либо сестринской группой относительно всех остальных конъюгат, либо этот род даже не монофилетичен с *Zygnematophyceae*. Что касается близости *Spirotaenia* и *Chlorokybus* (*Chlorokybophyceae*), то нельзя исключать, что сходство их нуклеотидных последовательностей представляет собой гомоплазию. Однако полное согласование в этом отошении результатов анализов двух генов (18S рДНК и *rbc*L, Gontcharov, Melkonian, 2004), находящихся в разных геномах клетки (ядерном и хлоропластном) и испытывающнх различное давление естественного отбора, заставляет с осторожностью относиться к такому предположению. Вопрос заслуживает дальнейшего изучения.

В отличие от хорошо поддержанного порядка *Desmidiales*, *Zygnematales* представлен в виде парафилетической группы, занимающей базальное положение в классе. Как и в предшествующих анализах (Bhattacharya et al., 1994; McCourt et al., 1995, 2000; Besendahl, Bhattacharya, 1999), нам не удалось подтвердить верность разделения порядка *Zygnematales* на 2 традиционных семейства: *Zygnemataceae* — с нитчатыми формами и *Mesotaeniaceae* — с одноклеточными. Предположение о близости этих групп было сделано еще J. Lütkemüller (1902), который описал идентичное строение клеточной стенки мезотениевых и зигнемовых и объединил их на этом основании в трибу *Spirotaenieae* подсемейства *Saccodermae.* Однако в большинстве более поздних классификационных схем мезотениевые и зигнемовые рассматривались как независимые таксоны одного ранга (Голлербах, Полянский, 1951; Косинская, 1952; Рундина, 1998). Другие авторы считали мезотениевые более близкими к десмидиевым (West, 1916; Okada, 1953; Prescott et al., 1972; Bold, Wynne, 1985; Brook, 1981; Gerrath, 1993), исходя из общего для двух групп одноклеточного строения. Хотя в некоторых эволюционных схемах (West, Fritsch, 1927; Randhawa, 1959; Yamagishi, 1963) сем. *Zygnemataceae* связывали с пара- или полифилетичным сем. *Mesotaeniaceae* (иногда даже предполагалось независимое происхождение нитчатых родов с различным типом хлоропластов (Yamagishi, 1963)), формальное объединение этих семейств в порядок *Zygnematales* было сделано только Mix (1972). Уже первые молекулярно-филогенетические исследования (Bhattacharya et al., 1994; McCourt et al., 1995) продемонстрировали несостоятельность этой точки зрения. Было показано, что нитчатые и коккоидные зигнемовые водоросли не образуют четких групп, а формируют несколько гетерогенных кластеров. Основываясь на результатах анализа *rbc*L, McCourt et al. (2000) предложили реорганизовать статистическую структуру *Zygnematales*, вкючив сем. *Mesotaeniaceae* в сем. *Zygnemataceae*, имеющее приоритет. Наши построения позволяют согласиться с тем, что два семейства не являются монофилетичными, но в то же время мы не смогли установить (как это не удалось и McCourt et al., 2000) монофилию всего порядка *Zygnematales.* Полученные данные указывают на то, что *Zygnematales* распадается на 2 крупные группировки и несколько единичных таксонов, парафилетично ответвляющихся на дереве. Это «*Mesotaenium*-кластер», *Spirogyra*, две ветви *Netrium* и клада *Roya.*

На дереве, основанном на сравнении *rbc*L-последовательностей конъюгат, некоторые роды порядка *Zygnematales* образовали клады, члены которых имели сходную морфологию хлоропластов: *Mesotaenium* и *Mougeotia* (лентовидные хлоропласты), *Cylindrocystis* и *Zygnemopsis* (Skuja) Transeau (звездчатые хлоропласты), *Spirotaenia*, *Spirogyra* и *Sirogonium* (спиралевидные хлоропласты; McCourt et al., 1995, 2000). Однако еще два таксона со звездчатыми хлоропластами — *Zygnema* и *Zygogonium* — не входили в одну кладу с *Cylindrocystis* и *Zygnemopsis.* Авторы процитированных работ анализировали только по одному представителю для каждого рода, поэтому их монофилия не могла быть оценена. Нами получены факты, указывающие на то, что два рода, объединяющие одноклеточные формы с лентовидными и звездчатыми хлоропластами, *Cylindrocystis* и *Mesotaenium* соответственно, являются полифилетичными. Таким образом, теория общности происхождения нитчатых и одноклеточных форм, имеющих один тип хлоропластов (Randhawa, 1959; Yamagishi, 1963), не находит подтверждения.

Роды *Netrium* и *Roya*

Положение родов *Netrium* и *Roya* на филогенетическом дереве требует некоторых комментариев. Уже первые анализы молекулярных данных (McCourt et al., 2000) показали, что выявленные филогенетические связи этих родов противоречат традиционным взглядам на таксономический состав сем. *Mesotaeniaceae* и всего порядка *Zygnematales*. Нами также были получены результаты, подтверждающие обособленность *Netrium* и *Roya* от основной массы представителей порядка *Zygnematales*.

Из-за примечательной морфологии клеток и хлоропластов эти два рода нередко рассматривались в качестве переходных между саккодермными (*Mesotaeniaceae*) и плакодермными *Desmidiales* (Yamagishi, 1963; Brook, 1981) или включались в состав последних (West, West, 1904). Молекулярные данные выделяют *Netrium* и *Roya* из состава сем. *Mesotaeniaceae* и всего кластера зигнемовых и помещают в качестве сестринских таксонов относительно *Desmidiales*. Такое положение на эволюционном дереве позволяет предположить, что формы, предковые для современных представителей этих родов, могли являться исходной группой, давшей начало порядку десмидиевых. Вполне вероятно, что это были водоросли с омнирадиатной удлиненной клеткой и крупным осевым хлоропластом. Сходные морфологические признаки сохранились у представителей семейств *Gonatozygaceae* и *Closteriaceae*, образующих базальные ветви клады *Desmidiales*, а также сем. *Peniaceae* в *Peniaceae*/*Desmidiaceae*-кластере.

В нашем анализе род *Netrium* представлен двумя видами, независимо располагающимися на дереве, что указывает на его искусственность. Крупные размеры клеток и наличие 2 или 4 осевых хлоропластов характеризуют виды этого рода. Примечательно, что именно число хлоропластов отличает ветви *Netrium*. Так, *N. interruptum* имеет 4 хлоропласта в клетке, а *N. oblongum* (штамм SVCK 255) — один. В литературе не встречается указания на то, что в этом роде имеются виды с одним хлоропластом, но мы допускаем, что данный факт мог остаться незамеченным исследователями. У использованного нами штамма (SVCK 255) единственный хлоропласт состоит из двух массивных частей, соединенных в центральной части клетки тонким тяжем (определяющим апентрическое положение ядра), что выглядит как два типичных хлоропласта. Морфология хлоропластов и их число использовались при разграничении секций рода (Ohtani, 1990), однако, как показали молекулярно-филогенетические исследования, эти признаки отражают более глубокую дивергенцию между таксонами. О ней свидетельствуют различия в положении ядра в клетке и его поведении в процессе цитокинеза (Pickett-Heaps, 1975; Jarman, Pickett-Heaps, 1990) у видов *Netrium*, имеющих разное число хлоропластов.

Филогения *Desmidiales*

Порядок *Desmidiales* был определен в нашем исследовании как устойчивая вершинная группа в составе *Zygnematophyceae*, состоящая их трех клад, две из которых соответствуют традиционным семействам (см. рисунок). *Gonatozygaceae* и *Closteriaceae* предстают как независимые группы в составе *Desmidiales*, в то время как (= *Peniaceae*) род *Penium* и очень крупное сем. *Desmidiaceae* образуют единый кластер. Таким образом, разделение *Desmidiales* на две группы, основанное на признаках ультраструктуры клеточной стенки: подпорядок *Archidesmidiineae* (*Closteriineae* у Růžička, 1977), характеризующийся простыми порами, проникающими только через наружный слой клеточной стенки, и орнаментацией, образованной этим слоем, и подпорядок *Desmidiineae*, имеющий поры, пронизывающие всю клеточную стенку, и орнаментацию, образованную вторичной клеточной стенкой (Mix, 1972), не находит поддержки. Два молекулярных маркера 18S рДНК и *rbc*L (McCourt et al., 2000; Gontcharov et al., 2003, 2004; настоящее исследование) характеризуют подпорядок *Archidesmidiineae*, включающий семейства *Closteriaceae*, *Gonatozygaceae* и *Peniaceae* как базальную парафилетическую группу и определяют характеризующие ее признаки как плезиоморфные для порядка *Desmidiales*.

Семейство *Gonatozygaceae*

Сем. *Gonatozygaceae* насчитывает всего 11 видов, из которых 5 были изучены с применением молекулярных методов. Отличительным признаком семейства является способность формировать хрупкие легко распадающиеся нити. Его принадлежность к порядку десмидиевых достаточно долго была под вопросом по причине того, что наличие пор и сегментированность клеточной стенки (основные отличительные признаки порядка) трудноразличимы у слагающих его видов в световом микроскопе. Хотя Lütkemüller (1902) верно описал тонкое строение стенки гонатозиговых, его данные не принимались во внимание (West, West, 1904; Krieger, 1933; Sampaio, 1944) либо оспаривались (Воронихин, Шляпина, 1946). Ультрамикроскопические исследования Mix (1972) поставили точку в этих спорах, убедительно показав принадлежность гонатозиговых к плакодермным десмидиевым.

Наши результаты помещают *Gonatozygaceae* в качестве первой ветви клады порядка *Desmidiales* (см. рисунок), однако статистическая достоверность такой топологии невелика, а анализ хлоропластного гена *rbc*L ставит сем. *Closteriaceae* как базальное в порядке (McCourt et al., 2004; Gontcharov et al., 2004). При исследовании 18S рДНК меньшего числа таксонов эти семейства образуют единую слабо поддержанную группу в основании клады *Desmidiales* (Gontcharov et al., 2003). Наиболее очевидной морфологической синапоморфией гонатозиговых является способность формировать нити. Неоспорим тот факт, что этот признак вторичен для членов семейства и, вероятно, является приспособлением к планктонному образу жизни. Предположительно, его развитие происходило за счет неполного расхождения делящихся клеток, скрепленных аморфным веществом, отлагающимся на концах (Mix, 1980). Данный механизм формирования нитей существенно отличается от типичного для большинства истинно нитчатых форм и не имеет аналогов у остальных конъюгат.

Высокая поддержка внутренней топологии клады *Gonatozygaceae* позволяет оценить эволюционную и таксономическую значимость некоторых морфологических признаков, используемых для целей классификации в семействе. Первоначально гонатозиговые рассматривались как один род *Gonatozygon* de Bary (de Bary, 1856), однако уже через два года этим же автором из его состава был выделен род *Genicularia* de Bary (de Bary, 1858), на основании различий в морфологии хлоропластов — осевых у *Gonatozygon* и постенных у *Genicularia*. Данное отличие считалось весьма существенным, хотя и было поставлено под сомнение Lütkemüller (1902), предложившим вновь объединить два рода. Отвергнутое большинством специалистов (West, West, 1904; Косинская, 1952; Prescott et al., 1972; Růžička, 1977; Gerrath, 1993) предложение нашло поддержку в результатах наших анализов, поскольку во всех топологиях *Genicularia spirotaenia* de Bary, типовой вид рода, достоверно включался в состав *Gonatozygon*. Рассматривая морфологию хлоропластов представителей этих родов, можно обнаружить наличие переходных форм между ними, размывающих границы таксонов. Так, для *Genicularia elegans* West et West, второго вида рода, характерны «менее спиралевидные» (West, Fritsch, 1927), чем у *G. spirotaenia*, хлоропласты, хотя они и занимают постенное положение. Кроме этого, у некоторых видов *Gonatozygon* наблюдается по одному иногда слегка закрученному хлоропласту в клетке. Поэтому мы предлагаем рассматривать *Genicularia spirotaenia* как *Gonatozygon spirotaenium* de Bary, вернув ему первоначальное название.

Внутриродовая классификация *Gonatozygon* основана на признаках морфологии клетки (форме концов) и орнаментации клеточной стенки (гладкая—гранулированная—шиповатая). По крайней мере один вид, *G. kinahanii* (Arch.) Rabenh., характеризуется совершенно гладкой клеточной стенкой, что рассматривалось многими исследователями как примитивный признак, внешне сближающий его с видами рода *Mougeotia* (Růžička, 1977). Наш анализ помещает этот вид в основании родовой клады, подтверждая предположение о том, что эволюция в роде была сопряжена с развитием скульптурированности клеточной стенки.

Еще одной отличительной особенностью *G. kinahanii* является анизогамия, при которой зигота формируется в одной из конъюгирующих клеток (Rino, 1979). Подобный тип полового размножения не является редким у зигнемовых водорослей (Hoshaw, McCourt, 1988), однако нельзя утверждать, что у *G. kinahanii* сохранилось плезиоморфное состояние этого признака. Анизогамия известна у немногочисленных представителей всех семейств десмидиевых, не являющихся родственными, поэтому ее независимое происхождение выглядит более вероятным. В пределах семейства признаки дифференциации гамет характерны и для *Gonatozygon spirotaenium*, эволюционно более продвинутого вида.

Семейство *Closteriaceae*

Сем. *Closteriaceae* — второе по числу видов в *Desmidiales*, насчитывающее около 150 видов в 2 родах. Виды, слагающие род *Closterium*, отличаются высоким полиморфизмом, и для многих из них известно большое число внутривидовых таксонов (около 1000 в роде (Prescott et al., 1975)). В составе некоторых морфологических видов выделяется бо́льшое число генетически изолированных биологических групп или биологических видов (Ichimura, Kasai, 1990), что еще более осложняет таксономию семейства.

Концепция сем. *Closteriaceae* — одна из старейших предложенных для конъюгат, и она практически не изменилась с момента описания. Впервые как таксон ранга сем. *Closteriaceae* приводится C. G. Ehrenberg (1832), однако действительным считается описание A. Pritchard (1852). Отличительными признаками *Closteriaceae* является форма клетки (согнутые суживающиеся к концам), наличие вакуолей с кристалликами гипса, сегментированная пронизанная порами и часто скульптурированная (штриховатая или пунктированная) клеточная оболочка.

Несмотря на то что морфологически сем. *Closteriaceae* обособлено и считается одной из наиболее хорошо очерченных групп десмидиевых и конъюгат в целом (Prescott et al., 1975), ранние молекулярно-филогенетические исследования ставили под сомнение его самостоятельность, так как обнаруживали близость *Closterium littorale* Gay с представителями сем. *Desmidiaceae* (Besendal, Bhattacharya, 1999), и рода *Roya* (*Mesoteniaceae*, *Zygnematales*) с видами *Closterium* (McCourt et al., 2000). Детальное изучение этих вопросов показало, что в обоих случаях эти спорные выводы основывались на ошибках при работе с культурами водорослей и пробами ДНК (Gontcharov et al., 2003, 2004). В настоящее время монофилетичность *Closteriaceae* можно считать подтвержденной молекулярными данными (Denboh et al., 2001; Gontcharov et al., 2003, 2004), а положение семейства в основании клады *Des-*

midiales хорошо согласуется с плезиоморфным состоянием признаков ультраструктуры его клеточной стенки.

Как видно из представленной 18S рДНК топологии, этот ген характеризуется повышенной скоростью накопления мутаций у видов *Closteriaceae*. Именно повышенная мутабельность обусловливает очень длинную ветвь клады семейства на 18S рДНК дереве (см. рисунок). При высокой устойчивости клады взаимоотношения слагающих ее видов остаются в значительной степени не выясненными, и большинство обнаруженных группировок таксонов не имеет статистической поддержки (см. рисунок). Поэтому на данном этапе не представляется возможным оценить таксономическую значимость морфологических признаков, используемых в систематике семейства. Характер внутренней структуры клады предполагает наличие большого числа аутаноморфных молекулярных признаков, обеспечивающих длинные индивидуальные ветви таксонов и предположительно указывает на их быструю дивергенцию.

Семейство *Peniaceae*

Описывая сем. *Peniaceae*, E. Haekel (1894) использовал морфологию клеток (цилиндрические, с закругленными концами) как основной диагностический признак и на этом основании включил в состав семейства роды *Penium*, *Mesotaenium*, *Cylindrocystis* и *Spirotaenia*, представители которых действительно имеют сходный внешний вид. Однако уже через 8 лет Lütkemüller (1902) показал принципиальные различия в тонком строении клеточной стенки между *Penium* и остальными родами и исключил их из трибы *Penieae*, соответствующей одноименному семейству в современном понимании. Со времен Lütkemüller диагноз семейства, дополненный данными о наличии сегментированной клеточной стенки, пор и орнаментации, практически не менялся. Верность взглядов и выводов этого автора была полностью подтверждена электронно-микроскопическими исследованиями тонкой структуры клеточной стенки в роде (Mix, 1968, 1972).

Образуя наряду с *Gonatozygaceae* и *Closteriaceae* группу «*Archidesmidiineae*», *Peniaceae* отличается от этих семейств морфологией клетки (не изогнутые и не образующие нитей) и типом орнаментации ее стенки (Косинская, 1960; Růžička, 1977). Однако F. A. C. Kouwets и P. F. Coesel (1984) утверждали, что клеточная оболочка практически идентично устроена у *Peniaceae* и *Gonatozygaceae*, и на этом основании предложили объединить семейства, сохранив имеющее приоритет название *Peniaceae*. Данное предложение выглядело вполне убедительно и нашло своих сторонников (Gerrath, 1993, 2003). Уже первые молекулярно-филогенетические анализы показали его несостоятельность и не обнаружили предполагаемого родства *Penium* и *Gonatozygon* (Bhattacharya et al., 1994, 1996; Besendahl, Bhattacharya, 1999; McCourt et al., 2000). Было показано, что *Penium* является сестринским таксоном по отношению к эволюционно продвинутому сем. *Desmidiaceae*. Сестринские взаимоотношения между *Peniaceae* и *Desmidiaceae* очень хорошо поддержаны статистически двумя независимыми филогенетическими маркерами (Gontcharov et al., 2004) и не вызывают сомнений. В то же время это родство достаточно трудно обосновать какими-либо фенотипическими признаками. Глубокие различия в тонком строении клеточной стенки у представителей двух семейств подробно описаны (Mix, 1968, 1972), и их важность не подвергается нами сомнению, однако исследования M. Engels и D. Lorch (1981) показали существование переходной формы между *Peniaceae* и *Desmidiaceae*. Согласно данным этих авторов, клеточная стенка *Phymatodocis nordstedtiana* нитчатой десмидиевой водоросли, разделена на две равные части (полуклетки) как у всех *Desmidiaceae*, однако имеет простые поры, как у видов *Penium*, т. е. этот вид сочетает признаки обоих семейств. Наши исследования подтвердили переходный статус *P. nordstedtiana*, помещая его в основание *Peniaceae*/*Desmidiaceae* клады (см. рисунок) между двумя парафилетичными ветвями *Penium*.

Ограниченность данных о биологии, биохимии и генетике видов *Penium* не позволяет убедительно объяснить столь неожиданную картину дивергенции в роде, а также его близость к десмидиевым. Следует отметить, что данные по ультраструктуре клеточной стенки *Penium* нельзя считать полными. Наиболее детально клеточная стенка была изучена у крупноклеточных видов (*P. margaritaceum*, *P. spinulosum* и *P. spirostriolatum*), где на продольных срезах было убедительно продемонстрировано отсутствие разделения на полуклетки (Mix, 1968; Gerrath, 1969). У мелкоклеточных же видов изучался только тип порового аппарата и детали строения синуса неизвестны.

Таким образом, сем. *Peniaceae* требует дальнейшего изучения для установления его таксономической структуры и разграничения с сем. *Desmidiaceae*. Собственно говоря, не до конца выясненными являются только родство и таксономическая принадлежность мелкоклеточных видов рода *Penium*. Самостоятельность и обособленность его базальной ветви не вызывают сомнения, а присутствие в составе этой клады *P. margaritaceum*, типового вида, позволяет сохранить за этой группой родовое название. Эта же клада может рассматриваться и как самостоятельное сем. *Peniaceae*.

Семейство *Desmidiaceae*

Концепция *Desmidiaceae* была предложена еще J. Ralfs (1848), однако в современном понимании и объеме эту группу первым охарактеризовал (как трибу *Cosmariae*) Lütkemüller (1902). Клеточная оболочка, разделенная на два сегмента, и наличие сложного порового аппарата рассматривались в качестве основных признаков, отличающих *Cosmariae* от остальных десмидиевых. Ультрамикроскопические исследования (Mix, 1969, 1972) подтвердили наблюдения Lütkemüller (1902) и окончательно утвердили положение и статус *Desmidiaceae* в системе конъюгат. Чрезвычайное морфологическое разнообразие представителей семейства затрудняет использование каких-либо морфологических признаков для его характеристики, однако наличие у большинства видов перетяжки (синуса) между полуклетками делает их легко узнаваемыми. В настоящее время в составе *Desmidiaceae* выделяют от 30 до 40 родов, объединяющих около 2500 видов.

С момента установления различий в тонком строении клеточной стенки семейства в порядке десмидиевых ни у кого не возникало сомнений в том, что признаки, характеризующие *Desmidiaceae*, являются апоморфными, а само семейство — эволюционно продвинутым (Lütkemüller, 1902; Mix, 1972; Růžička, 1977; Паламарь-Мордвинцева, 1982). Отсутствие каких-либо переходных форм между примитивными семействами порядка (*Gonatozygaceae*, *Closteriaceae* и *Peniaceae*) и *Desmidiaceae* предполагало их глубокую дивергенцию. Однако обнаруженное у *Phymatodocis nordstedtiana* сочетание признаков *Peniaceae* и *Desmidiaceae* (Engels, Lorch, 1981) поставило под сомнение последнее утверждение, а также указало на необходимость пересмотра границ *Desmidiaceae* и общепринятой схемы эволюции признаков ультраструктуры клеточной стенки в порядке.

Молекулярно-филогенетические исследования (Bhattacharya et al., 1994; McCourt et al., 2000; Gontcharov et al., 2003) подтвердили статус сем. *Desmidiaceae* как наиболее эволюционно продвинутого в порядке *Desmidiales* и в классе в целом, располагая его в качестве вершинной клады эволюционного дерева конъюгат. Однако если ранние анализы не давали повода усомниться в независимости *Desmidiaceae* и сестринского *Peniaceae* (Besendahl, Bhattacharya, 1999; McCourt et al., 2000; Denboh et al., 2001), то по мере расширения числа изученных видов границы между семействами оказались практически полностью размытыми (Gontcharov et al., 2004; настоящее исследование). На первый взгляд, этот факт выглядит парадоксально, однако, анализируя распределение диакритических признаков по вектору *Peniaceae* → *Desmidiaceae*, мы наблюдаем постепенный переход между ними, точнее различные комбинации двух признаков: наличия или отсутствия разделения клетки на полуклетки и простых либо сложных пор. На наш взгляд, этот факт ни в коей мере не отвергает их значимости для разграничения семейств в порядке *Desmidiales*, а лишь выделяет *Phymatodocis* Nordstedt в качестве еще одного семейства, характеризуемого наличием простых пор, разделенным на 2 сегмента вторичной и отделяющейся первичной клеточными стенками. Таким образом, мы восстанавливаем монофилию сем. *Desmidiaceae* и единство признаков, характеризующих его.

Независимо от статуса и таксономической принадлежности *Phymatodocis*, его положение на филогенетическом дереве позволяет внести существенные уточнения в гипотетический эволюционный сценарий, приведший к возникновению группы водорослей, классифицируемых как сем. *Desmidiaceae*. У их предковой формы, вероятнее всего имевшей много общих черт с современными видами *Penium* s. l., должно было произойти по крайней мере три очень существенных преобразования, а именно трансформация пронизанных фибриллами пор в настоящий поровый канал, разделение вторичной клеточной стенки на два сегмента и отделение первичной клеточной стенки от вторичной. События эти могли идти в разной последовательности, однако можно предположить, что формирование настоящих пор произошло в последнюю очередь, после того как сформировались полуклетки и первичная клеточная стенка стала отделяться от вторичной в ходе морфогенеза (признаки *Phymatodocis*).

Примечателен тот факт, что эти весьма существенные структурные преобразования слабо проявились в различиях последовательностей 18S рДНК *Phymatodocis* и *Desmidiaceae*. Длина внутренней ветви, разграничивающей эти таксоны (как отражение количества мутаций), мала. Сходная картина наблюдается в филогенетических анализах, использующих рибосомальный (18S рДНК, см. рисунок) и белок-кодирующий (*rbc*L; Gontcharov et al., 2004) гены, и статистическая поддержка этой ветви низка в обоих анализах. Наиболее простым объяснением подобного феномена можно считать быстроту эволюционных изменений в строении клеточной стенки у десмидиевых, однако его механизм и движущая сила остаются неизвестными.

Логично было бы предположить, что виды в составе наиболее молодой группы класса (сем. *Desmidiaceae*) должны характеризоваться большим сходством последовательностей, однако этого не происходит. Как видно из рисунка, для клады семейства характерны достаточно длинные конечные ветви, тогда как внутренние остаются короткими, что указывает на небольшое число молекулярных признаков, общих для видов. Вероятно, высокая дивергенция нуклеотидных последовательностей 18S рДНК является причиной низкой статистической достоверности выявленных взаимоотношений между родами в семействе, что не дает возможности сравнить полученную филогенетическую схему с существующими схемами эволюции морфологических признаков, прежде всего формы клетки (Teiling, 1950) и типов хлоропластов (Teiling, 1952). Следует заметить, что, хотя обнаруженная полифилетичность многих родов (Gontcharov et al., 2003) отвергает некоторые из положений этих схем, отдельные их детали находят подтверждение в результатах наших анализов. Прежде всего это касается особенностей морфологии предковых форм сем. *Desmidiaceae* и всего порядка *Desmidiales*. E. Teiling (1950, 1952) рассматривал омнирадиатные конъюгаты, имеющие цилиндрические клетки со стелоидными хлоропластами, как наиболее примитивные, давшие начало всему разнообразию форм десмидиевых, а эти признаки — как плезиоморфные. Именно такой морфологией характеризуются виды *Netrium* и *Roya*, предваряющие кладу *Desmidiales*, роды *Gonatozygon* и *Closterium*, находящиеся в основании клады порядка, и род *Penium*, располагающийся в основании *Desmidiaceae*. В целом можно сказать, что эволюция на этом отрезке не способствовала появлению разнообразия форм клетки. Логично предположить, что омнирадиатность представителей некоторых родов из состава *Desmidiaceae* указывает на их примитивность, однако подобный вывод кажется нам преждевременным. Уже *Phymatodocis*, занимающий переходное положение между *Desmidiaceae* и *Peniaceae* и предваряющий на дереве многие роды с близкой к *Penium* морфологией, характеризуется 4-радиальными клетками с фуркоидными хлоропластами, т. е. признаками, свидетельствующими, по мнению Teiling (1950, 1952), о его морфологической продвинутости.

Выводы

Проведенное нами исследование филогенетических взаимоотношений в классе *Zygnematophyceae* показало наличие целого ряда разногласий между результатами молекулярно-филогенетических анализов нуклеотидных последовательностей и традиционными взглядами на эволюцию и систематику конъюгат. В то же время молекулярные данные в значительной степени подтвердили классификационную схему класса, основанную на особенностях ультраструктуры клеточной стенки (Mix, 1972), и характеризуют порядок *Desmidiales*, семейства *Gonatozygaceae* и *Closteriaceae* как монофилетические группы. Что касается других семейств класса, то здесь очевидна необходимость дальнейшего углубленного изучения как генетических, так и фенотипических признаков. В настоящее время ограниченность данных о морфологии, биологии и биохимии конъюгат не позволяет аргументированно подтвердить или опровергнуть наблюдаемые противоречия.

Благодарности

Автор выражает признательность M. Melkonian (University of Cologne, Germany), С. Б. Гончаровой (БСИ ДВО РАН) и Е. Беляеву (БПИ ДВО РАН) за плодотворные дискуссии.

Исследование было выполнено при финансовой поддержке Фонда А. Гумбольдта (грант V-RKS-1068058), Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 05-04-48757-а) и ДВО РАН (05-III-A06-029).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Воденичаров Д. Г. К вопросу о систематике и номенклатуре сцеплянок // Новости систематики низших растений. Л., 1972. Т. 9. С. 102—106.

Воронихин Н. Н., Шляпина Е. В. Водоросли // Жизнь пресных вод СССР. М.; Л., 1946. Т. 2. С. 357—477.

Голлербах М. М., Полянский В. И. Определитель пресноводных водорослей СССР. Общая часть. М., 1951. 199 с.

Косинская Е. К. Конъюгаты или сцеплянки (1). Мезотениевые и гонатозиговые водоросли // Флора споровых растений СССР. М.; Л., 1952. Т. 2. С. 1—163.

Косинская Е. К. Конъюгаты или сцеплянки (2). Десмидиевые водоросли // Флора растений СССР. Т. 5. № 1. М.; Л., 1960. 706 с.

Мейер К. И. К филогении зеленых водорослей // Бюлл. МОИП. Отд. биологии. 1951. Т. 56. № 1. С. 53—65.

Мейер К. И. Об эволюции хроматофора у водорослей // Бюлл. МОИП. Отд. биологии. 1962. Т. 67. № 2. С. 53—68.

Паламарь-Мордвинцева Г. М. Десмидиевые водоросли Украинской ССР. Киев, 1982. 236 с.

Рундина Л. А. Зигнемовые водоросли России. СПб., 1998. 348 с.

Топачевский О. В. Критика жгутиковой теории происхождения водорослей // Тр. биол.-почв. ф-та Киевского ун-та. 1953. № 9. С. 115—126.

Besendahl A., Bhattacharya D. Evolutionary analyses of small-subunit rDNA coding regions and the 1506 group 1 introns of *Zygnematales* (*Charophyceae, Streptophyta*) // J. Phycol. 1999. Vol. 35. P. 560—569.

Brattacharya D., Surek B., Rüsing M., Damberger S., Melkonian M. Group 1 introns are inherited through common ancestry in the nuclear-encoded tRNA of *Zygnematales* (*Chlorophyta*) // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1994. Vol. 91. P. 9916—9920.

Bold H. C., Wynne M. J. Introduction to Phycology. 2nd edition. Englewood Cliffs, 1985. 720 p.

Bremer K. Summary of green plant phylogeny and classification // Cladistics. 1985. Vol. 1. P. 358—385.

Bremer K., Humphries C. J., Mishle B. D., Churchill S. P. On cladistic relationships in green plants // Taxon. 1987. Vol. 36. P. 339—349.

Brook A. J. The biology of desmids, Botanical monographs. 16. Boston; Melbourne, 1981. 276 p.

Coesel P. F. M. De Desmidiaceeën van Nederland. Deel 6 Fam. *Desmidiaceae* (4). Utrecht, 1997. 95 p.

Granwell P. A., Jaworski G. H., Bickley H. M. Hydrocarbons, steroids esters and fatty acids in six freshwater chlorophytes // Phytochemistry. 1990. Vol. 1. P. 145—173.

de Bary A. Zu *Gonatozygon monotaenium* // Hedwigia. 1856. Vol. 1. P. 105—106.

de Bary A. Untersuchungen über die Familie der Conjugaten (Zygnemeen und Desmidieen). Leipzig, 1858.

Denboh T., Hendrayanti D., Ichimura T. Monophyly of the genus *Closterium* and the order *Desmidiales* (*Charophyceae, Chlorophyta*) inferred from nuclear small subunit rDNA data // J. Phycol. 2001. Vol. 37. N 8. P. 1063—1072.

Ehrenberg C. G. Über die Entwicklung und Lebensdauer der Infusionsthiere; nebst ferneren Beiträgen zu einer Vergleichung ihrer organischen Systeme // Physik. Abh. Königl. Akad. Wiss. Berlin. 1831 (1832). S. 1—154.

Engels M., Lorch D. Some observation on cell wall structure and taxonomy of *Phymatodocis nordstedtiana* (*Conjugatophyceae, Chlorophyta*) // Plant Syst. Evol. 1981. Vol. 2. N 2. P. 217—225.

Felsenstein J. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap // Evolution. 1985. Vol. 39. N 5. P. 783—791.

Frederick S. E., Gruber P. J., Tolbert N. E. The occurrence of glycolate dehydrogenase and glycolate oxidase in green plants // Plant Physiol. 1973. Vol. 2. N 3. P. 318—323.

Galtier N., Gouy M., Gautier C. Sea View and Phylo win, two graphic tools for sequence alignment and molecular phylogeny // Comput. Applic. Biosci. 1996. Vol. 12. N 4. P. 543—548.

Gerrath J. F. The biology of desmids: a decade of progress // Progress in Phycological Research 9. Bristol, 1993. P. 79—192.

Gerrath J. F. Conjugating Green Algal and Desmids // Freshwater Algae of the North America. Ecology and Classification. London, 2003. P. 353—381.

Gontcharov A. A., Marin B., Melkonian M. Molecular phylogeny of conjugating green algae (*Zygnematophyceae, Streptophyta*) inferred from SSU rDNA sequence comparisons // J. Mol. Evol. 2003. Vol. 56. N 1. P. 89—104.

Gontcharov A. A., Marin B., Melkonian M. Are combined analyses better than single gene phylogenies? A case study using SSU rDNA and *rbc*L sequence comparisons in the *Zygnematophyceae* (*Streptophyta*) // Mol. Biol. Evol. 2004. Vol. 21. N 3. P. 612—624.

Gontcharov A. A., Melkonian M. Unusual position of the genus *Spirotaenia* (*Zygnematophyceae*) among streptophytes revealed by SSU rDNA and *rbc*L sequence comparisons // Phycologia. 2004. Vol. 43. N 1. P. 105—113.

Graham L. E., Delwiche C. F., Mishler B. Phylogenetic connections between the «green algae» and the «bryophytes» // Adv. in Bryol. 1991. Vol. 4. N 2. P. 213—244.

Haekel E. Systematische Phylogenie der Protisten und Pflanzen. Erster Teil des Entwurfs einer systematischen Stammgeshichte. Berlin. 1894. 400 S.

Hoek C. van den, Mann D. G., Jahns H. M. Algae: an introduction to phycology. Cambridge, 1995. 623 p.

Hendy M. D., Penny D. A framework for the quantitative study of evolutionary trees // Syst. Zool. 1989. Vol. 28. N 3. P. 297—309.

Hoef-Emden K., Marin B., Melkonian M. Nuclear and nucleomorph SSU rDNA phylogeny in the cryptophyta and the evolution of cryptophyte diversity // J. Mol. Evol. 2002. Vol. 55. N 1. P. 161—179.

Hoshaw R. W., McCourt R. M. The *Zygnemataceae* (*Chlorophyta*): a twenty-year update of research // Phycologia. 1988. Vol. 27. N 4. P. 511—548.

Hoshaw R. W., McCourt R. M., Wang J.-C. Phylum *Conjugaphyta* // Handbook of Protoctista. Boston, 1990. P. 119—131.

Huelsenbeck J. P., Ronquist F. MRBAYES: Bayesian inference of phylogenetic trees // Bioinformatics. 2001. Vol. 17. N 8. P. 754—755.

Ichimura T., Kasai F. Mating systems and speciation in haplontic unicellular algae, desmids // Biological approaches and evolutionary trends in plants. London, 1990. P. 309—322.

Jarman M., Pickett-Heaps J. Cell division and nuclear movement in the saccoderm desmid *Netrium interruptum* // Protoplasma. 1990. Vol. 157. N 1. P. 136—143.

Kouwets F. A. C., Coesel P. F. M. Taxonomic revision of the conjugatophycean family *Peniaceae* on the basis of cell wall ultrastructure // J. Phycol. 1984. Vol. 20. N 4. P. 555—562.

Krieger W. Die Desmidiaceen Europas mit Berücksichtigungder aussereuropäischen Arten // Rabenhorst's Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreich und Schweiz. Band 13, Ab. 1, Teil 2. Leipzig, 1933. P. 1—223.

Lütkemüller J. Die Zellmembran der Desmidiaceen // Beitr. Biol. Pflanz. 1902. Vol. 8. N 3. P. 347—414.

Marin B., Klingberg M., Melkonian M. Phylogenetic relationships among the *Cryptophyta*: Analysis of nuclear-encoded SSU rRNA sequences support the monophyly of extant plastid-containing lineages // Protist. 1998. Vol. 149. N 3. P. 265—276.

McCourt R. M., Karol K. G., Kaplan S., Hoshaw R. W. Using *rbc*L sequences to test hypotheses of chloroplast and thallus evolution in conjugating green algae (*Zygnematales*, *Charophyceae*) // J. Phycol. 1995. Vol. 31. N 11. P. 989—995.

McCourt R. M., Karol K. G., Bell J., Helm-Bychowski K. M. et al. Phylogeny of the conjugating green algae (*Zygnematophyceae*) based on *rbc*L sequences // J. Phycol. 2000. Vol. 36. N 5. P. 747—758.

McFadden G. I., Melkonian M. Use of Hepes buffer for microalgal culture media and fixation for electron microscopy // Phycologia. 1986. Vol. 25. N 4. P. 551—557.

Misgler B. D., Churchill S. P. Transition to a land flora: phylogenetic relationships of the green algae and bryophytes // Cladistics. 1985. Vol. 1. P. 305—328.

Mix M. Die Feinstruktur der Zellwände in der Gattung *Penium* (*Desmidiaceae*) // Ber. Dt. bot. Ges. Berlin, 1968. Vol. 80 (1967). S. 715—721.

Mix M. Die Feinstruktur der Zellwände bei *Mesotaeniaceae* und *Gonatozygaceae* mit einer vergleichenden Betrachtung der verschiedenen Wandtypen der *Conjugatophyceae* und über deren systematischen Wert // Arch. Mikrobiol. 1972. Vol. 81. N 1. P. 197—220.

Mix M. Die Feinstruktur der Zellwände der Conjugaten und ihre systematische Bedeutung // Beih. Nova Hedwigia. 1973. Vol. 42. P. 179—194.

Mix M. Die Feinstruktur der Zellwände bei *Genicularia spirotaenia* (de Bary) de Bary // Mitt. Inst. Allg. Bot. Hamburg, 1980. Vol. 18. S. 5—22.

Ohtani S. A taxonomic revision of the genus *Netrium* (*Zygnematales*, *Chlorophyceae*) // J. Sci. Hiroshima Univ. Ser. B Div. 2. 1990. Vol. 23. P. 1—51.

Okada Y. A new classification of *Conjugatae* with special reference to Desmids // Mem. Fae. Fish. Hokkaido Univ. 1953. Vol. 3. P. 165—192.

Pickett-Heaps J. D. Green algae: structure, reproduction and evolution in selected genera. Sunderland, 1975. 606 p.

Posada D., Crandal K. A. MODELTEST: testing the model of DNA substitution // Bioinformatics. 1998. Vol. 14. N 7. P. 817—818.

Prescott G. W., Croasdale H. T., Vinyard W. C. A synopsis of North American desmids. Part I: *Desmidiales*: *Saccodermae*, *Mesotaeniaceae*. North American Flora Series II (6). Bronx, 1972. 84 p.

Prescott G. W., Croasdale H. T., Vinyard W. C. A synopsis of North American desmids. Part II: *Desmidiaceae*: *Placodermae*. Section 1. Lincoln, London, 1975. 275 p.

Pritchard A. A history of infusorian animalcules, living and fossil. Ed. 3. London, 1852. 704 p.

Ralfs J. The British *Desmidieae*. London, 1848. 226 p.

Randhawa M. S. Zygnemataceae. New Delhi, 1959. 478 p.

Rino J. Écologie des algues d'eau douce du sud de Mozambique. Paris, 1979. 362 p.

Růžička J. Die Desmidiaceen Mitteleuropas. Band 1, 1 Lieferung. Stuttgart, 1977. 299 p.

Sampaio J. Desmidias portugeasas // Bol. Soc. Broter. 1944. Vol. 18. N 2. P. 1—547.

Surek B., Sengbusch P. The localization of galactosyl residues and lectin receptors in the mucilage and the cell walls of *Cosmocladium saxonicum* (*Desmidiaceae*) by means of fluorescent probes // Protoplasma. 1981. Vol. 108. N 1. P. 149—161.

Surek B., Beemelmanns U., Melkonian M., Bhattacharya D. Ribosomal RNA sequence comparisons demonstrate an evolutionary relationship between *Zygnematales* and *Charophytes* // Plant Syst. Evol. 1994. Vol. 191. N 1. P. 171—181.

Swofford D. L. PAUP* Phylogenetic analysis using parsimony (and other methods). Version 4. Sunderland, 1998. 142 p.

Teiling E. Radiation of desmids, its origin and its consequences as regards taxonomy and nomenclature // Bot. Not. 1950. Vol. 103. N 2. P. 299—327.

Teiling E. Evolutionary studies on the shape of the cell and the cloroplasts in Desmids // Bot. Not. 1952. Vol. 105. N 3. P. 214—306.

West G. S., Fritsch F. E. A treatise on the British freshwater algae. 2nd ed. Cambridge, 1927. 543 p.

West W., West G. S., Carter N. A. Monograph of the British *Desmidiaceae*. Vol. 5. London, 1923. 300 p.

West W. S. Algae. I. Cambridge, 1916. 475 p.

West W., West G. S. A monograph of the British *Desmidiaceae*. Vol. 1. London, 1904. 224 p.

Wuyts J., De Rijk P., Peer Y. van de, Pison G., Rousseeuw P., De Wachter R. Comparative analysis of more than 3000 sequences reveals the existence of two pseudoknots in area V4 of eukaryotic small subunit ribosomal RNA // Nucleic Acids Res. 2000. Vol. 28. N 23. P. 4698—4708.

Wuyts J., Peer Y. van de, De Wachter R. Distribution of substitution rates and location of insertion sites in the tertiary structure of ribosomal RNA. Nucleic Acids Res. 2001. Vol. 29. N 24. P. 5017—5028.

Yamagishi T. Classification of the *Zygnemataceae* // Sci. Rep. Tokyo Kyoiku Daigaku, B. 1963. Vol. 11. P. 191—210.

SUMMARY

Molecular phylogenetic analyses of 103 18S rDNA sequences of *Streptophyta* (including 84 from the *Zygnematophyceae*) were performed using complex evolutionary models and maximum likelihood, distance, maximum parsimony and Bayesian methods. The significance of the results was tested by bootstrap analyses and deletion of long-branch taxa. The analyses positioned the genus *Spirotaenia* among streptophyte algae outside the *Zygnematophyceae* suggesting that this genus may not belong to the class. All results support the monophyly of the order *Desmidiales* white the second order, *Zygnematales*, forms a series of early-branching clades in paraphyletic succession, with the two traditional families *Mesotaeniaceae* and *Zygnemataceae* being not monophyletic. Within the order *Desmidiales*, the families *Gonatozygaceae* and *Closteriaceae* are monophyletic whereas the *Peniaceae* and the *Desmidiaceae* represent a single lineage. Our data provides solid evidence that some genera in the *Zygnematales* are not monophyletic and that the genus concept in the group needs to be revised. Incongruence between molecular phylogeny and traditional taxonomy of the conjugates is discussed.

УДК 582.26 (571.65) Бот. журн., 2005 г., т. 90, № 11

© **В. Г. Харитонов**

ПРЕДСТАВИТЕЛИ СЕМЕЙСТВА *FRAGILARIACEAE* (*BACILLARIOPHYCEAE*) В ВОДОЕМАХ БЕРИНГИИ

V. G. KHARITONOV. REPRESENTATIVES OF THE FAMILY *FRAGILARIACEAE* (*BACILLARIOPHYCEAE*) IN WATERBODIES OF BERINGIA

Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, Магадан
E-mail: kharitonov@ibpn.kolyma.ru
Поступила 25.11.2004

Приведен аннотированный список видовых и внутривидовых таксонов (125) сем. *Fragilariaceae* Hust., выявленных в водоемах Берингии, предлагается 11 новых комбинаций.

Ключевые слова: *Fragilariaceae*, видовой состав, Берингия.

Данная работа является продолжением ранее опубликованных материалов (Харитонов, 2001, 2005а, б). В ней подводятся итоги флористических исследований (1971—2004) диатомовых северо-восточной Азии и таксономической ревизии сем. *Fragilariaceae* Берингии.[1] При ревизии принята концепция K. Krammer, H. Lange-Bertalot (2000) с дополнениями и изменениями, предложенными E. Stoermer с соавт. (1999), A. Witkowski с соавт. (2000) и др. Нижеприведенный аннотированный список представителей сем. *Fragilariaceae*, обнаруженных в водоемах Берингии, включает 125 таксонов видового и подвидового ранга.

Принятые обозначения: og — олигогалоб: gb — галофоб, in — индифферент, gl — галофил; mg — мезогалоб, ab — алкалибионт, af — алкалифил, cn — циркумнейтральный, az — ацидофил; os — олигосапробионт, β-ms — бэтамезоеапробионт, α-ms — альфамезосапробионт; a — арктический, a-b — арктобореальный, b — бореальный, k — космополит.

Asterionella formosa Hass.; Забелина и др., 1951; Krammer, Lange-Bertalot, 2000. — *Diatoma gracillima* Hantzsch; *Asterionella gracillima* (Hantzsch) Heib.; *A. formosa* var. *gracillima* (Hantzsch) Grun. В водоемах разного типа и трофности, вплоть до опресненных участков морского прибрежья, повсеместно.

Og(in), β-ms, af, k; Якутия, бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Пенжина, Анадырь, Паляваам, Амгуэма, п-ов Камчатка, Чаунская низменность, Чукотский п-ов, Аляска, Британская Колумбия.

A. ralfsii W. Sm.; Krammer, Lange-Bertalot, 2000. — *A. gracillima* var. *ralfsii* (W. Sm.) A. Cl. Редкий пресноводный вид, в водоемах, преимущественно с пониженными значениями электропроводности воды.

Og(in), os, cn, a-b; бассейн р. Пенжина, Британская Колумбия.

Diatoma anceps (Ehr.) Kirchn.; Забелина и др., 1951; Krammer, Lange-Bertalot, 2000. — *Fragilaria anceps* Ehr.; *Diatoma hiemale* var. *anceps* (Ehr.) A. Cl.; *D. anceps* var. *linearis* M. Perag. В бентосе горных водоемов и водотоков, повсеместно.

Og(gb), os, cn-af, k; Якутия, бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Яма, Пенжина, Анадырь, Паляваам, Амгуэма, п-ов Камчатка, Чаунская низменность, Чукотский п-ов, Аляска.

D. ehrenbergii Kütz. f. *ehrenbergii*; Krammer, Lange-Bertalot, 2000. — *D. vulgare* var. *ehrenbergii* (Kütz.) Grun.; *D. grande* W. Sm.; *D. vulgare* var. *grandis* (W. Sm.) Grun. Широко распространен в азиатском секторе Берингии, преимущественно в мезотрофных водоемах, нечасто.

Og(gl), α-ms, ab, k; бассейн Тауйской губы (оз. Соленое), бассейны рек Колыма, Анадырь, Амгуэма, Чукотский п-ов, Аляска.

D. ehrenbergii f. *capitulata* (Grun.) L.-B.; Krammer, Lange-Bertalot, 2000. — *D. vulgare* var. *capitulatum* Grun. Встречается вместе с типовой формой вида, нечасто.

Og(in), β-ms, af, k; бассейны рек Колыма, Анадырь (оз. Майорское), Амгуэма.

D. hiemalis (Roth) Heib.; Krammer, Lange-Bertalot, 2000. — *Conferva hiemalis* Roth; *Diatoma hiemale* (Lyngb.) Heib.; *D. hiemale* var. *truncatum* Mayer. Повсеместно, особенно часто в горных и предгорных водотоках.

Og(gb), os, cn, k; Якутия, бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Яма, Пенжина, Анадырь, Паляваам, Амгуэма, п-ов Камчатка, Чаунская низменность, о-в Врангеля, Чукотский п-ов, Аляска.

---

[1] О границах Берингии см.: Харитонов, 2001.

D. mesodon (Ehr.) Kütz.; Krammer, Lange-Bertalot, 2000. — *Fragilaria mesodon* Ehr.; *Diatoma hiemale* var. *mesodon* (Ehr.) Fricke; *D. mesodon* var. *quadratum* Kütz.; *D. hiemale* var. *quadratum* (Kütz.) Ross. Повсеместно, особенно часто в горных и предгорных ручьях среди обрастаний на камнях и мхах.

Og(gb), os, cn, k; Якутия, бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Яма, Пенжина, Анадырь, Паляваам, Амгуэма, Чаунская низменность, п-ов Камчатка, Чукотский п-ов, Аляска, Алеутские острова, Британская Колумбия.

D. moniliformis Kütz. subsp. *moniliformis*; Krammer, Lange-Bertalot, 2000. — *Diatoma tenue* var. *normale* Kütz.; *D. vulgare* var. *abreviata* (Pant.) A. Cl.; *D. elongatum* var. *angustatum* A. Cl. Этот таксон относится к мелким формам *Diatoma vulgare* и при просмотре материала обычно не учитывался.

Og(in), β-ms, cn-af, a-b; бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Анадырь.

D. moniliformis subsp. *ovalis* (Fricke) L.-B.; Krammer, Lange-Bertalot, 2000. — *D. ovalis* Fricke; *D. vulgare* var. *ovalis* (Fricke) Hust.; *D. vulgare* var. *breve* Grun. Широко распространен в азиатском секторе Берингии, в водоемах разного типа и трофности, вплоть до опресненных участков морского прибрежья.

Og(in-gl), β-ms, cn-af, k; Якутия, бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Яма, Пенжина, Анадырь, Амгуэма, Чаунская низменность, Чукотский п-ов.

D. tenue Ag.; Krammer, Lange-Bertalot, 2000. — *D. tenue* var. *elongatum* Lyngb.; *D. elongatum* (Lyngb.) Ag.; *D. elongatum* var. *tenuis* (Ag.) V. H.; *D. elongatum* var. *hybridum* (Grun.) A. Cl.; *D. elongatum* var. *actinostroides* Krieg.; *D. elongatum* var. *capitellatum* Poretzky; *D. elongatum* var. *pachicephala* (Grun.) Hust. В водоемах разного типа и разной трофности, вплоть до опресненных участков морского побережья.

Og(gl), α-ms, af, k; Якутия, бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Яма, Пенжина, Анадырь, Паляваам, Амгуэма, п-ов Камчатка, Чаунская низменность, Чукотский п-ов, Аляска, Британская Колумбия.

D. vulgare Bory var. *vulgare*; Забелина и др., 1951; Krammer, Lange-Bertalot, 2000. В водоемах разного типа и разной трофности, вплоть до опресненных участков морского прибрежья, повсеместно.

Og(gl), β-ms, cn-af, k; Якутия, бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Яма, Пенжина, Анадырь, Паляваам, Амгуэма, Чаунская низменность, о-в Врангеля, Чукотский п-ов, Аляска.

D. vulgare var. *constricta* Grun.; Забелина и др., 1951; Комаренко, Васильева, 1975. Широко распространен в азиатском секторе Берингии, в водоемах с повышенными показателями электропроводности и pH воды.

Og(in-gl), β-ms, af, k; Якутия, бассейн Тауйской губы, бассейн р. Анадырь, Чаунская низменность, Чукотский п-ов.

D. vulgare var. *linearis* Grun.; Забелина и др., 1951; Patrick, Reimer, 1966. В водоемах разного типа и разной трофности, предпочитает воды со средними или слегка повышенными показателями электропроводности воды.

Og(in), os, af, k; бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Яма, Пенжина, Анадырь, Амгуэма, Чукотский п-ов, Аляска.

D. vulgare var. *producta* Grun.; Забелина и др., 1951; Гусляков и др., 1992. В водоемах с повышенными значениями электропроводности воды, вплоть до опресненных участков морского прибрежья, нечасто.

Og(in-gl), β-ms, af, k; бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Анадырь, Амгуэма, Чукотский п-ов.

Fragilaria acus (Kütz.) L.-B.; Krammer, Lange-Bertalot, 2000. — *Synedra acus* Kütz.; *Fragilaria ulna* var. *acus* (Kütz.) L.-B. В водоемах разного типа и разной трофности, вплоть до опресненных участков морского прибрежья, предпочитает воды с повышенными показателями электропроводности и pH, повсеместно.

Og(in-gl), β-ms, af, k; Якутия, бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Пенжина, Анадырь, Паляваам, Амгуэма, п-ов Камчатка, Чаунская низменность, Чукотский п-ов, Аляска, Алеутские острова, Британская Колумбия.

F. alpestris Krasske; Забелина и др., 1951; Krammer, Lange-Bertalot, 2000. Преимущественно в олиготрофно-дистрофных водоемах с пониженными значениями электропроводности воды и нейтральным pH.

Og(in), os, cn-az, a-b; Якутия, бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Анадырь, Паляваам, Амгуэма, Чаунская низменность, Чукотский п-ов.

F. amphicephala (Kütz.) L.-B.; Krammer, Lange-Bertalot, 2000. — *Synedra amphicephala* Kütz.; *S. amphicephala* var. *pusilla* A. Cl. Предпочитает воды с повышенными значениями электропроводности и pH, отмечается нечасто.

Og(in), os, af, a-b; Якутия, бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Паляваам, Амгуэма, Чаунская низменность, Чукотский п-ов, Аляска.

F. arcus (Ehr.) Cl. var. *arcus*; Krammer, Lange-Bertalot, 2000. — *Navicula arcus* Ehr.; *Ceratoneis arcus* (Ehr.) Kütz.; *C. arcus* var. *amphioxys* (Rabenh.) Brun; *C. arcus* var. *linearis* Holmb.; *Fragilaria arcus* var. *amphioxys* (Rabenh.) Brun; *Hannaea arcus* (Ehr.) Patr.; *H. arcus* var. *amphioxys* (Rabenh.) Patr.; *H. arcus* var. *linearis* (Holmb.) Foged. Один из самых обычных и распространенных видов Берингии, отмечается повсеместно, часто достигает массового развития.

Og(in), os, cn-az, k; Якутия, бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Яма, Пенжина, Анадырь, Паляваам, Амгуэма, п-ов Камчатка, Чаунская низменность, о-в Врангеля, Чукотский п-ов, Аляска, Алеутские острова.

F. arcus var. *recta* Cl.; Krammer, Lange-Bertalot, 2000. — *Ceratoneis arcus* var. *linearis* f. *recta* (Skv. et Meyer) Pr.-Lavr.; *C. amphioxys* var. *recta* Skv. et Meyer; *C. arcus* var. *parallela* f. *recta* (Skv.) Poretzky; *C. arcus* subsp. *recta* (Skv. et Meyer) Skabitsch.; *C. arcus* var. *recta* Cl.; *C. arcus* f. *recta* Krasske; *C. arcus* var. *parallela* Poretzky; *Hannaea arcus* f. *recta* (Cl.) Foged; *Fragilaria capucina* var. *inaequidentata* (Lagerst.) Cl.; *F. virescens* var. *inaequidentata* (Lagerst.) D. T. Отмечается реже типовой формы вида.

Og(in), os, cn-az, a-b; Якутия, бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Яма, Пенжина, Анадырь, Паляваам, Амгуэма, Чаунская низменность, Чукотский п-ов, Аляска.

F. atomus Hust.; Забелина и др., 1951; Lange-Bertalot, Genkal, 1999; Witkowski et al., 2000. — *Martyana atomus* (Hust.) Snoeijs. В водоемах разного типа и трофности, вплоть до опресненных участков морского прибрежья, нечасто.

Og(in), os, cn, a-b; бассейны рек Колыма, Анадырь, Амгуэма, Чукотский п-ов.

F. austriaca (Grun.) L.-B.; Krammer, Lange-Bertalot, 2000. — *Synedra austriaca* Grun.; *S. amphicephala* var. *austriaca* (Grun.) Hust. В водоемах разного типа и трофности, нечасто, преимущественно в составе обрастаний.

Og(in), os, af, a-b; Якутия, бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Пенжина, Амгуэма, Чукотский п-ов, Алеутские острова.

F. bidens Heib.; Забелина и др., 1951; Krammer, Lange-Bertalot, 2000. — *F. bidens* var. *minor* (Grun.) A. Cl. Достаточно широко распространен в пределах Берингии, преимущественно в мезотрофных озерах, нечасто.

Og(in), β-ms, af, k; бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Анадырь, Паляваам, Чукотский п-ов, Аляска, Британская Колумбия.

F. capucina Desmaz. var. *capucina*; Забелина и др., 1951; Krammer, Lange-Bertalot, 2000. — *A. capucina* var. *lanceolata* Grun.; *Synedra rumpens* var. *familiaris* f. *major* (Grun.) A. Cl. В водоемах разного типа и трофности, чаще в олиготрофных и мезотрофных водах с нейтральным pH.

Og(in), β-ms, cn, k; Якутия, бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Анадырь, Паляваам, Амгуэма, Чаунская низменность, п-ов Камчатка, Чукотский п-ов, Аляска, Алеутские острова, Британская Колумбия.

F. capucina var. *acuta* (Ehr.) Rabenh.; Забелина и др., 1951; Комаренко, Васильева, 1975. — *F. acuta* Ehr. Достаточно широко распространен в азиатском секторе Берингии, отмечается нечасто.

Og(in), os, cn, a-b; Якутия, бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Амгуэма, п-ов Камчатка, Чукотский п-ов.

F. cassubica Witkow. et L.-B.; Witkowsi et al., 2000. — *F. virescens* var. *subsalina* Grun.; *F. subsalina* (Grun.) L.-B. В водоемах разного типа и трофности, вплоть до опресненных участков морского прибрежья, нечасто.

Og(gl), β-ms, af, a-b; Якутия, бассейн Тауйской губы, Чаунская низменность, Чукотский п-ов.

F. crotonensis Kitt.; Забелина и др., 1951; Krammer, Lange-Bertalot, 2000. В планктоне преимущественно мезотрофных озер со слегка повышенными значениями электропроводности и pH воды.

Og(in), β-ms, af, k; Якутия, бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Анадырь, Амгуэма, п-ов Камчатка, о-в Врангеля, Чукотский п-ов, Аляска, Алеутские острова, Британская Колумбия.

F. cyclopum (Brutschy) L.-B.; Krammer, Lange-Bertalot, 2000. — *Synedra cyclopum* Brutschy. В водоемах со средними значениями электропроводности и pH воды, отмечается нечасто.

Og(in), os, cn, a-b; Якутия, бассейн Тауйской губы, бассейны рек Яма, Пенжина, Анадырь, Паляваам, Амгуэма, Чукотский п-ов, Аляска, Британская Колумбия.

F. danica (Kütz.) L.-B.; Krammer, Lange-Bertalot, 2000. — *Synedra danica* Kütz.; *S. ulna* var. *danica* (Kütz.) Grun. Широко распространен в азиатском секторе Берингии, в водоемах разного типа и трофности, повсеместно.

Og(in), β-ms, af, k; Якутия, бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Анадырь, Паляваам, Амгуэма, п-ов Камчатка, Чаунская низменность, Чукотский п-ов.

Fragilaria delicatissima (W. Sm.) L.-B. var. *delicatissima*; Krammer, Lange-Bertalot, 2000. — *Synedra delicatissima* W. Sm.; *S. acus* var. *delicatissima* (W. Sm.) Grun. В водоемах разного типа. В азиатском секторе Берингии достоверно не отмечался.

Og(gl), os, af, k; Аляска.

F. delicatissima var. *angustissima* (Grun.) Kharitonov comb. nov. — *Synedra delicatissima* var. *angustissima* Grunow in H. Van Heurck, 1881, Synopsis des Dilatomées de Belgique, fig. 39 : 10; *S. acus* var. *angustissima* Grun. В планктоне крупных, преимущественно мезотрофных озер.

Og(in), os, af, k; Якутия, бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Пенжина, Анадырь, Паляваам, Амгуэма, п-ов Камчатка, Чаунская низменность, Чукотский п-ов, Аляска, Британская Колумбия.

F. dilatata (Bréb.) L.-B.; Krammer, Lange-Bertalot, 2000. — *Synedra dilatata* Bréb.; *S. capitata* Ehr. Предпочитает мезотрофные воды с повышенными значениями электропроводности и pH, отмечается нечасто.

Og(in), β-ms, af, k; Якутия, бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Анадырь, Паляваам, Аляска.

F. distans (Grun.) Bukht.; Bukhtijarova, 1999. — *Synedra vaucheriae* var. *distans* Grun.; *S. rumpens* var. *fragilarioides* Grun.; *Fragilaria rumpens* var. *fragilarioides* (Grun.) A. Cl.; *F. fragilarioides* (Grun.) Choln. Широко распространен в азиатском секторе Берингии, в водоемах разного типа и трофности, нечасто.

Og(in), os, cn, k; Якутия, бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Яма, Пенжина, Анадырь, Амгуэма, Чукотский п-ов.

F. elliptica Schum.; Krammer, Lange-Bertalot, 2000. — *F. pinnata* var. *elliptica* (Schum.) Carlson. В азиатском секторе Берингии достоверно не отмечался.

Og(in), β-ms, af, k; Аляска.

F. exigua Grun.; Krammer, Lange-Bertalot, 2000. — *F. virescens* var. *exigua* Grun. В водоемах разного типа и трофности, вплоть до опресненных участков морского прибрежья, нечасто.

Og(in), os, cn, a-b; Якутия, бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Пенжина, Анадырь, Паляваам, Чаунская низменность, Чукотский п-ов, Аляска, Алеутские острова.

F. famelica (Kütz.) L.-B.; Krammer, Lange-Bertalot, 2000; Witkowski et al., 2000. — *Synedra famelica* Kütz.; *S. minuscula* Grun. В водоемах разного типа и трофности (в том числе в минеральных источниках, иногда в опресненных участках морского прибрежья и эстуариях крупных рек), повсеместно, но нечасто.

Og(in), os, af, a-b; Якутия, бассейн, Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Яма, Пенжина, Паляваам, Амгуэма, Чаунская низменность, Чукотский п-ов, Аляска, Алеутские острова, Британская Колумбия.

F. familiaris (Kütz.) Hust.; Archibald, 1983. — *Synedra familiaris* Kütz.; *S. rumpens* var. *familiaris* (Kütz.) Grun.; *S. rumpens* var. *scotica* Grun. В водоемах со средними или пониженными значениями электропроводности и pH.

Og(in), os, cn, k; Якутия, бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Яма, Анадырь, Паляваам, Амгуэма, Чаунская низменность, Чукотский п-ов, Аляска.

F. gracilis Østr.; Krammer, Lange-Bertalot, 2000. — *F. capucina* var. *gracilis* (Østr.) Hust. В олиготрофных водоемах со средними значениями электропроводности и pH воды, нечасто.

Og(in), os, cn, a-b; бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Яма, Анадырь, Паляваам, Аляска.

F. heidenii Østr.; Krammer, Lange-Bertalot, 2000. — *Synedra inflata* Heid.; *Fragilaria inflata* (Heid.) Hust.; *F. hungarica* Pant. Достаточно широко распространен в азиатском секторе Берингии, отмечается нечасто.

Og(gl), β-ms, af, k; бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Пенжина, Анадырь, Амгуэма, Чукотский п-ов, Аляска.

F. incisa (Boyer) L.-B.; Лосева, 2000. — *Synedra incisa* Boyer. Достаточно широко распространен в азиатском секторе Берингии, отмечается редко.

Og(in), os, cn, b; бассейн Тауйской губы, бассейн р. Колымы, Чукотский п-ов, Британская Колумбия.

F. lacusbaikalii Svk.; Забелина и др., 1951; Комаренко, Васильева, 1975. В водоемах азиатского сектора Берингии отмечается редко.

Og(in), os, cn, a-b; Якутия, бассейн р. Анадырь.

F. lata Renberg; Krammer, Lange-Bertalot, 2000. В пределах азиатского сектора Берингии достоверно не отмечался.

Og(gb), os, cn, a-b; Алеутские острова.

F. magocsyi Lacsny; Забелина и др., 1951; Комаренко, Васильева, 1975. Широко распространен, в прибрежье олиготрофных озер, нечасто.

Og(in), os, cn-af, a-b; Якутия, бассейны рек Колыма, Пенжина, Амгуэма, Чаунская низменность, Чукотский п-ов.

F. montana (Krasske) L.-B.; Krammer, Lange-Bertalot, 2000. — *Synedra montana* Krasske. Достаточно широко распространен, отмечается редко.

Og(in), os, cn, a-b; Якутия, бассейн Тауйской губы, бассейн р. Колымы, Аляска.

F. nanana L.-B.; Krammer, Lange-Bertalot, 2000. — *Synedra nana* Meist.; *Fragilaria nana* (Meist.) L.-B. В водоемах разного типа и трофности, предпочитает горные олиготрофные озера, нечасто.

Og(gb), os, cn, k; Якутия, бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Анадырь, Паляваам, Амгуэма, Чукотский п-ов, Аляска, Британская Колумбия.

F. nitzschioides Grun.; Забелина и др., 1951; Krammer, Lange-Bertalot, 2000. В маломинерализованных горных водоемах, нечасто.

Og(in), os, cn, a-b; Якутия, бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Амгуэма, Чаунская низменность, Чукотский п-ов.

F. parasitica (W. Sm.) Grun. var. *parasitica*; Krammer, Lange-Bertalot, 2000. — *Odontidium parasiticum* W. Sm.; *Synedra parasitica* (W. Sm.) Hust. В водоемах разного типа и трофности, повсеместно.

Og(in), β-ms, cn-af, k; Якутия, бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Пенжина, Анадырь, Амгуэма, Паляваам, Чаунская низменность, Чукотский п-ов, Аляска, Алеутские острова, Британская Колумбия.

Fragilaria parasitica var. *subconstricta* Grun.; Krammer, Lange-Bertalot, 2000. — *Synedra parasitica* var. *subconstricta* (Grun.) Hust. Широко распространен в пределах Берингии, в мезотрофных водоемах с нейтральным pH, повсеместно.

Og(in), β-ms, cn-af, k; Якутия, бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Пенжина, Анадырь, Паляваам, Чаунская низменность, Амгуэма, Чукотский п-ов, Аляска, Британская Колумбия.

F. perminuta (Grun.) L.-B.; Krammer, Lange-Bertalot, 2000. — *Synedra perminuta* Grun. В водоемах разного типа и трофности.

Og(in), os, cn, a-b; Якутия, бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Паляваам, Амгуэма, Чаунская низменность, Чукотский п-ов.

F. pulchella (Ralfs) L.-B. var. *pulchella*; Krammer, Lange-Bertalot, 2000. Witkowski et al., 2000. — *Exilaria pulchella* Ralfs; *Synedra pulchella* (Ralfs) Kütz. Широко распространен в азиатском секторе Берингии. Эвригалинный вид, отмечается в опресненных участках морского прибрежья и солоноватых континентальных водах.

Og(gl), α-ms, af, k; Якутия, бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Яма, Анадырь, Паляваам, Амгуэма, п-ов Камчатка, Чукотский п-ов.

F. pulchella var. *lacerata* (Hust.) Kharitonov comb. nov. — *Synedra pulchella* var. *lacerata* Hustedt in A. Schmidt 1913, Atlas der Diatomaceen-Kunde, Leipzig, fig. 300: 32—33. В азиатском секторе Берингии встречается редко, преимущественно в низовьях крупных рек.

Mg, β-ms, af, a-b; бассейны рек Анадырь, Амгуэма.

F. pulchella var. *lanceolata* (O'Meara) Poulin; Cumming et al., 1995. — *Synedra pulchella* var. *lanceolata* O'Meara. В азиатском секторе Берингии вместе с типовой формой вида, редко.

Og(gl), β-ms, af-ab, k; бассейн Тауйской губы, бассейн р. Анадырь, Британская Колумбия.

F. radians (Kütz.) Williams et Round; Krammer, Lange-Bertalot, 2000. — *Synedra radians* Kütz.; *S. acus* var. *radians* (Kütz.) Hust.; *S. acus* var. *delicatissima* f. *mesoleia* (Grun.) A. Cl.; *S. tenuissima* (Kütz.) Kütz. Широко распространен в азиатском секторе Берингии, предпочитает стоячие или медленно текущие мезотрофные воды.

Og(in), os, af, a-b; Якутия, бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Паляваам, Амгуэма, Чаунская низменность, Чукотский п-ов, Аляска, Алеутские острова, Британская Колумбия.

F. rumpens (Kütz.) Carlson; Krammer, Lange-Bertalot, 2000. — *Synedra rumpens* Kütz. В водоемах разного типа и трофности, вплоть до опресненных участков морского прибрежья, повсеместно.

Og(in), os, cn, k; Якутия, бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Яма, Пенжина, Анадырь, Паляваам, Амгуэма, п-ов Камчатка, Чаунская низменность, Чукотский п-ов, Аляска, Британская Колумбия.

F. schulzii Brockm.; Krammer, Lange-Bertalot, 2000; Witkowski et al., 2000. — *Opephora schulzii* (Brockm.) Sim. В опресненных участках морского прибрежья и соленых континентальных водах, редко.

Mg, os, ab, k; бассейн Тауйской губы, Аляска.

F. tenera (W. Sm.) L.-B.; Krammer, Lange-Bertalot, 2000. — *Synedra tenera* W. Sm. В водоемах разного типа и трофности, повсеместно.

Og(gb), os, cn-az, k; Якутия, бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Пенжина, Анадырь, Паляваам, Чукотский п-ов, Аляска, Британская Колумбия.

F. utermoehlii (Hust.) L.-B.; Krammer, Lange-Bertalot, 2000. — *Synedra utermoehlii* Hust. Достаточно широко распространен в азиатском секторе Берингии, отмечается редко.

Og(in), os, cn, a-b; Якутия (р. Яна), Чаунская низменность, Чукотский п-ов.

F. vaucheria (Kütz.) Peters. var. *vaucheria*; Patrick, Reimer, 1966; Falu et al., 2000. — *Exilaria vaucheria* Kütz.; *Synedra vaucheria* (Kütz.) Kütz.; *S. rumpens* var. *meneghiniana* Grun.; *Fragilaria intermedia* (Grun.) Grun.; *F. capucina* var. *vaucheria* (Kütz.) L.-B. Повсеместно в водоемах разного типа и трофности, вплоть до опресненных участков морского прибрежья.

Og(in), α-ms, af, k; Якутия, бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Яма, Пенжина, Анадырь, Паляваам, Амгуэма, п-ов Камчатка, Чаунская низменность, Чукотский п-ов, Аляска, Алеутские острова, Британская Колумбия.

F. vaucheria var. *capitellata* (Grun.) Ross; Patrick, Reimer, 1966. — *Synedra capitellata* Grun.; *S. vaucheria* var. *capitellata* (Grun.) Hust.; *Fragilaria intermedia* var. *capitellata* (Grun.) A. Cl. В водоемах разного типа и трофности.

Og(in), α-ms, cn-af, k; Якутия, бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Анадырь, Паляваам, Амгуэма, Чаунская низменность, Чукотский п-ов, Аляска, Британская Колумбия.

F. vaucheria var. *kamtschatica* Peters. — *Fragilaria intermedia* var. *kamtschatica* (Peters.) Pr.-Lavr. В азиатском секторе Берингии отмечается редко.

Og(in), os, cn, b; бассейн р. Анадырь, п-ов Камчатка.

F. vaucheria var. *truncatata* (Grev.) Kharitonov comb. nov. — *Diatoma truncatata* Greville ex Ralfs in A. Prichard, 1861, Histery of the infusoria including desmid. and Diat., London, p. 789; *Synedra vaucheria* var. *truncatata* (Grev.) Rabenh. В азиатском секторе Берингии отмечается редко.

Og(in), β-α-ms, cn-af, k; Якутия, бассейн р. Анадырь.

Fragilariforma bicapitata (Mayer) Williams et Round. — *Fragilaria bicapitata* Mayer; *F. bicapitata* f. *subconstricta* A. Cl. В водоемах разного типа и трофности, предпочитает воды с нейтральным pH, отмечается повсеместно.

Og(in), β-ms, cn, k; Якутия, бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Анадырь, Амгуэма, Паляваам, п-ов Камчатка, Чаунская низменность, Чукотский п-ов, Аляска.

F. constricta (Ehr.) Williams et Round f. *constricta*. — *Fragilaria constricta* Ehr.; *F. constricta* var. *incerta* A. Cl. В водоемах разного типа и трофности, предпочитает олиготрофно-дистрофные воды с нейтральным pH.

Og(in), os, cn-az, a-b; бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Пенжина, Анадырь, Паляваам, Амгуэма, Чукотский п-ов, Аляска, Алеутские острова.

F. constricta f. *tetranodis* (A. Cl.) Kharitonov comb. nov. — *Fragilaria undata* f. *tetranodis* A. Cleve, 1895, Bih. K.-Svenska Vet.-Akad. Handl., Bd 21, p. 35; *F. constric-*

ta f. *tetranodis* (A. Cl.) Hust. Достаточно широко распространен в пределах Берингии, отмечается нечасто.

Og(gb), os, cn, a-b; бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Анадырь, Амгуэма, Чукотский п-ов, Аляска.

Fragilariforma constricta f. *trinodis* (Hust.) Kharitonov comb. nov. — *Fragilaria constricta* var. *trinodis* F. Hustedt, 1931, Rabenhorst Kryptogamenflora, Bd 7, Teil 2, p. 166, fig. 674 f; *F. constricta* f. *trinodis* (Hust.) Pr.-Lavr. В прибрежье олиготрофных озер с нейтральным pH, нечасто.

Og(gb), os, cn, a-b; бассейны рек Колыма, Пенжина, Анадырь, Паляваам, Амгуэма, Чукотский п-ов, Аляска.

F. mesolepta (Rabenh.) Kharitonov comb. nov. — *Fragilaria mesolepta* L. Rabenhorst, 1861, Alg. Eur., N 1041; *F. capucina* var. *mesolepta* (Rabenh.) Rabenh; *F. virescens* var. *mesolepta* (Rabenh.) Schönf. Предпочитает водоемы со средними значениями электропроводности и pH воды, отмечается повсеместно.

Og(in), β-ms, cn-af, k; Якутия, бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Пенжина, Анадырь, Паляваам, Амгуэма, Чаунская низменность, Чукотский п-ов, Аляска, Британская Колумбия.

F. quadrata (Hust.) Kharitonov comb. nov. — *Fragilaria undata* var. *quadrata* F. Hustedt, 1930, Rabenhorst Kryptogamenflora, Bd 7, Teil 1, p. 144, fig. 149 B; *F. undata* f. *stricta* A. Cl.; *F. constricta* f. *stricta* (A. Cl.) Hust.; *Fragilariforma constricta* f. *stricta* (A. Cl.) Poulin. Достаточно широко распространен в пределах Берингии, в олиготрофных или слегка дистрофных водоемах, преимущественно с нейтральным pH, нечасто.

Og(gb), os, cn, a-b; бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Пенжина, Анадырь, Чукотский п-ов, Аляска.

F. virescens (Ralfs) Williams et Round var. *virescens*. — *Fragilaria virescens* Ralfs; *F. aegualis* Heib.; *F. producta* (Lagerst.) Grun . В небольших, преимущественно олиготрофных водоемах с нейтральным pH, повсеместно.

Og(gb), os, cn, k; Якутия, бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, бассейны рек Пенжина, Анадырь, Паляваам, Амгуэма, п-ов Камчатка, Чаунская низменность, Чукотский п-ов, Аляска, Британская Колумбия.

F. virescens var. *acuminata* (Mayer) Kharitonov comb. nov. — *Fragilaria virescens* var. *acuminata* A. Mayer, 1917, Denkschrift. Konigl. Bayerische Bot. Gesellsch., Bd 7, fig. 1: 6; *F. hungarica* var. *tumida* A. Cl. В азиатском секторе Берингии достоверно не отмечался.

Og(in), os, cn, k; Аляска.

F. virescens var. *capitata* (Østr.) Czarn. — *Fragilaria virescens* var. *capitata* Østr. Достаточно широко распространен в азиатском секторе Берингии, в олиготрофных водоемах преимущественно с нейтральным pH.

Og(gb), os, cn, a-b; Якутия, бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Пенжина.

F. virescens var. *elliptica* (Hust.) Kharitonov comb. nov. — *Fragilaria virescens* var. *elliptica* Hustedt in A. Schmidt, 1913, Atlas der Diatomaceen-Kunde, Leipzig, fig. 297:

7, 17—19. Широко распространен в водоемах разного типа и трофности, отмечается нечасто.

Og(in), os, cn, a-b; Якутия, бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Яма, Паляваам, Амгуэма, п-ов Камчатка, Чукотский п-ов, Аляска.

Martyana martyi (Herib.) Round. — *Opephora martyi* Herib.; *O. martyi* var. *amphioxys* Poret.; *O. martyi* f. *elliptica* Kom.; *O. martyi* f. *intermedia* Kom.; *Fragilaria martyi* (Herib.) L.-B. В водоемах разного типа и трофности, вплоть до опресненных участков морского прибрежья, отмечается нечасто.

Og(in), os, af, k; Якутия, бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Яма, Пенжина, Анадырь, Амгуэма, Чаунская низменность, Чукотский п-ов, Аляска, Алеутские острова, Британская Колумбия.

Meridion circulare (Grev.) Ag. var. *circulare*; Забелина и др., 1951; Krammer, Lange-Bertalot, 2000. — *Echinella circularis* Grev.; *Peronia intermedium* (H. Sm.) Patr. Повсюду в составе перифитона горных и предгорных водотоков с нейтральным pH.

Og(in), β-ms, cn-af, k; Якутия, бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Яма, Пенжина, Анадырь, Паляваам, Амгуэма, п-ов Камчатка, Чаунская низменность, о-в Врангеля, Чукотский п-ов, Аляска, Алеутские острова, Британская Колумбия.

M. circulare var. *constricta* (Ralfs) V. H.; Забелина и др., 1951; Krammer, Lange-Bertalot, 2000. — *M. constrictum* Ralfs. Широко распространен в водоемах Берингии, встречается реже, чем типовая форма вида.

Og(in), β-ms, af, k; Якутия, бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Яма, Пенжина, Анадырь, Паляваам, Амгуэма, п-ов Камчатка, Чаунская низменность, Чукотский п-ов, Аляска, Алеутские острова.

Oxyneis binalis (Ehr.) Round; Round et al., 1990. — *Fragilaria binalis* Ehr.; *Tabellaria binalis* (Ehr.) Grun. В азиатском секторе Берингии достоверно не отмечался.

Og(gb), os, az, a-b; Аляска.

Pseudostaurosira binodis (Ehr.) Edlund. — *Fragilaria binodis* Ehr.; *F. construens* var. *binodis* (Ehr.) Grun.; *F. construens* var. *binodis* f. *semibigibba* A. Cl. Повсеместно в водоемах разного типа и трофности.

Og(in), β-ms, af, k; Якутия, бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Пенжина, Анадырь, Паляваам, Амгуэма, п-ов Камчатка, Чукотский п-ов, Аляска, Британская Колумбия.

P. brevistriata (Grun.) Williams et Round var. *brevistriata*. — *Fragilaria brevistriata* Grun.; *F. producta* var. *acuta* (Ehr.) A. Cl.; *brevistriata* var. *subcapitata* Grun.; *F. brevistriata* var. *capitata* Herib. В водоемах разного типа и трофности, вплоть до опресненных участков морского прибрежья.

Og(in), os, af, k; бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Пенжина, Анадырь, Паляваам, Амгуэма, п-ов Камчатка, Чаунская низменность, Чукотский п-ов, Аляска, Алеутские острова, Британская Колумбия.

P. brevistriata var. *elliptica* (Herib.) Kingst. — *Fragilaria brevistriata* var. *elliptica* Herib. Широко распространен в пределах Берингии, отмечается нечасто.

Og(in), os, cn-af, a-b; бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Пенжина, Амгуэма, Чукотский п-ов, Британская Колумбия.

Pseudostaurosira brevistriata var. *inflata* (Pant.) Poulin. — *Fragilaria inflata* Pant.; *F. brevistriata* var. *inflata* (Pant.) Hust. В водоемах разного типа и трофности, нечасто.

Og(in), os, af, a-b; бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Амгуэма, п-ов Камчатка, Чукотский п-ов, Британская Колумбия.

P. brevistriata var. *papillosa* (A. Cl.) Kharitonov comb. nov. — *Fragilaria brevistriata* var. *papillosa* A. Cleve-Euler, 1953, Kongl. Svenska Vet.-Aved. Hendl., Bd 21, p. 32, fig. 343 h-j. В азиатском секторе Берингии отмечается редко.

Og(in), os, cn, a-b; бассейн Тауйской губы, Аляска, Алеутские острова, Британская Колумбия.

Staurosira construens Ehr. var. *construens*; Krammer, Lange-Bertalot, 2000. — *Fragilaria construens* (Ehr.) Grun. В водоемах разного типа и трофности, вплоть до опресненных участков морского прибрежья, повсеместно.

Og(in), β-ms, af, k; Якутия, бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Яма, Анадырь, Паляваам, Амгуэма, п-ов Камчатка, Чаунская низменность, о-в Врангеля, Чукотский п-ов, Аляска, Алеутские острова, Британская Колумбия.

S. construens var. *capitata* (Brun et Herib.) Bukht. — *Fragilaria construens* var. *capitata* Brun et Herib. В азиатском секторе Берингии встречается редко, вместе с типовой формой вида.

Og(in), os, af, a-b; бассейн Тауйской губы, бассейны рек Анадырь, Амгуэма.

S. construens var. *exigua* (W. Sm.) Kram. et L.-B.; Krammer, Lange-Bertalot, 2000. — *Triceratium exiguum* W. Sm.; *Fragilaria construens* var. *exigua* (W. Sm.) Schulz. Преимущественно в планктоне мезотрофных озер, нечасто.

Og(in), os, af, k; бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Пенжина, Анадырь, Чукотский п-ов, Аляска.

S. construens var. *pumila* (Grun.) Kingst. — *Fragilaria construens* var. *pumila* Grun. Эвригалинный вид. В водоемах Берингии отмечается редко.

Og(in), os, af, k; бассейн р. Колымы, Британская Колумбия.

S. construens var. *triundulata* (Herib.) Bukht. — *Fragilaria construens* var. *triundulata* Herib. Достаточно широко расиространен в азиатском секторе Берингии, отмечается нечасто.

Og(in), os, af, k; бассейны рек Колыма, Анадырь, Амгуэма, Чукотский п-ов, Аляска.

S. oldenburgiana (Hust.) L.-B.; Krammer, Lange-Bertalot, 2000. — *Fragilaria oldenburgiana* Hust. В азиатском секторе Берингии отмечается редко.

Og(gb), os, cn-az, a-b; бассейн Тауйской губы, Алеутские острова.

S. pseudoconstruens (Marcin.) L.-B.; Krammer, Lange-Bertalot, 2000. — *Fragilaria pseudoconstruens* Marcin.; *F. pseudoconstruens* var. *rhombica* Marcin.; *Pseudostaurosira pseudoconstruens* (Marcin.) Williams et Round. В азиатском секторе Берингии отмечается редко.

Og(in), os, cn, a-b; бассейн Тауйской губы, Алеутские острова, Британская Колумбия.

S. robusta (Fusey) L.-B.; Krammer, Lange-Bertalot, 2000. — *Fragilaria construens* var. *binodis* f. *robusta* Fusey; *F. pseudoconstruens* var. *bigibba* Marcin.; *F. robusta* (Fusey) Manguin. В азиатском секторе Берингии отмечается редко.

Og(in), os, cn-af, a-b; бассейн Тауйской губы (р. Ола), Аляска, Алеутские острова.

S. subsalina (Hust.) L.-B.; Krammer, Lange-Bertalot, 2000. — *Fragilaria construens* var. *subsalina* Hust. В водоемах разного типа и трофности, вплоть до опресненных участков морского прибрежья, нечасто.

Og(gl), os, af, k; Якутия, бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Анадырь, Чукотский п-ов, Британская Колумбия.

S. venter (Ehr.) Cl. et Möll.; Krammer, Lange-Bertalot, 2000. — *Fragilaria venter* Ehr.; *F. construens* var. *venter* (Ehr.) Grun. В водоемах разного типа и трофности, вплоть до опресненных участков морского прибрежья, повсеместно.

Og(in), β-ms, af, k; Якутия, бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Яма, Пенжина, Анадырь, Паляваам, Амгуэма, п-ов Камчатка, Чаунская низменность, о-в Врангеля, Чукотский п-ов, Аляска, Британская Колумбия.

Staurosirella berolinensis (Lemm.) Bukht. — *Synedra berolinensis* Lemm.; *Fragilaria berolinensis* (Lemm.) L.-B. В планктоне мезотрофных озер со средними значениями электропроводности воды, нечасто.

Og(in), β-ms, af, k; Якутия, бассейн Тауйской губы, бассейн р. Колымы, Британская Колумбия.

S. lapponica (Grun.) Williams et Round. — *Fragilaria lapponica* Grun. В водоемах разного типа и трофности, преимущественно в обрастаниях. Наибольшего обилия достигает в стоячих мезотрофных водах.

Og(in), os, af, k; Якутия, бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Пенжина, Анадырь, Чукотский п-ов, Аляска, Британская Колумбия.

S. leptostauron (Ehr.) Williams et Round var. *leptostauron*. — *Biblarium leptostauron* Ehr.; *Fragilaria leptostauron* (Ehr.) Hust. В водоемах разного типа и трофности, повсеместно.

Og(in), os, cn-af, k; Якутия, бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Яма, Пенжина, Анадырь, Паляваам, Амгуэма, Чукотский п-ов, Аляска, Алеутские острова, Британская Колумбия.

S. leptostauron var. *dubia* (Grun.) Bukht. — *Fragilaria harrisonii* var. *dubia* Grun.; *F. leptostauron* var. *dubia* (Grun.) Hust. Широко распространен в пределах Берингии, вместе с типовой формой вида, нечасто.

Og(in), os, cn-af, k; бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Яма, Пенжина, Анадырь, Амгуэма, Чукотский п-ов, Алеутские острова, Британская Колумбия.

S. leptostauron var. *rhomboides* (Grun.) Bukht. — *Fragilaria harrisonii* var. *rhomboides* Grun.; *F. leptostauron* var. *rhomboides* (Grun.) Hust. В азиатском секторе Берингии в олиготрофных водах, нечасто.

Og(in), os, cn-af, a-b; бассейны рек Колыма, Анадырь, Чукотский п-ов.

Staurosirella pinnata (Ehr.) Williams et Round var. *pinnata*. — *Fragilaria pinnata* Ehr.; *F. pinnata* var. *subrotunda* Mayer; *F. pinnata* f. *ventriculosa* (Schum.) A. Cl. В водоемах разного типа и трофности, вплоть до опресненных участков морского прибрежья, повсеместно в составе обрастаний.

Og(in), β-ms, cn-af, k; Якутия, бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Яма, Пенжина, Анадырь, Паляваам, Амгуэма, п-ов Камчатка, Чаунская низменность, Чукотский п-ов, Аляска, Алеутские острова, Британская Колумбия.

S. pinnata var. *acuminata* (Mayer) Williams et Round. — *Fragilaria pinnata* var. *acuminata* Mayer. В азиатском секторе Берингии отмечается редко.

Og(in), os, cn, a-b; бассейн Тауйской губы, Аляска, Британская Колумбия.

S. pinnata var. *intercedens* (Grun.) Hamilton. — *Fragilaria mutabile* var. *intercedens* Grun.; *F. pinnata* var. *intercedens* (Grun.) Hust. Широко распространен в пределах Берингии, повсеместно вместе с типовой формой.

Og(in), os, af, k; Якутия, бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Паляваам, Амгуэма, Чукотский п-ов, Алеутские острова, Британская Колумбия.

S. pinnata var. *lancettula* (Schum.) Poulin. — *Fragilaria lancettula* Schum.; *F. pinnata* var. *lancettula* (Schum.) Hust. В водоемах разного типа и разной трофности, вместе с типовой формой вида, отмечается повсеместно.

Og(in), os, af, k; Якутия, бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Яма, Анадырь, Паляваам, Амгуэма, Чукотский п-ов, Британская Колумбия.

S. pinnata var. *trigona* (Brun et Herib.) Kharitonov comb. nov. — *Fragilaria pacifica* var. *trigona* Brun et Heribaud in J. Heribaud, 1893, Les diatomees d'Auvergne, p. 147, fig. 1: 8; *F. pinnata* var. *trigona* (Brun et Herib.) Hust.; *F. leptostauron* var. *trigona* (Krasske) L.-B. et Willm.; *Staurosira pinnata* var. *trigona* (Krasske) L.-B. В азиатском секторе Берингии преимущественно в олиготрофных водоемах, отмечается редко.

Og(in), os, af, a-b; бассейн р. Анадырь, Чукотский п-ов.

S. spinosa (Skv.) Kingst. — *Fragilaria spinosa* Skv. В водоемах разного типа и трофности, нечасто.

Og(in), os, cn, a-b; Якутия, бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Анадырь, Амгуэма, Чаунская низменность, Чукотский п-ов.

Synedra camtschatica Grun.; Диатомовый анализ, 1950; Witkowski et al., 2000. — *Catacombas camtschatica* (Grun.) Williams et Round. В азиатском секторе Берингии отмечается редко.

Mg, β-ms, af, a-b; Чаунская губа, устье р. Пенжина.

S. fasciculata (Ag.) Kütz.; Гусляков и др., 1992; Witkowski et al., 2000. — *Diatoma fasciculatum* Ag.; *Fragilaria fasciculata* (Ag.) L.-B.; *Synedra tabutata* var. *fasciculata* (Kütz.) Hust.; *S. pulchella* var. *fasciculata* Rabenh. Эвригалинный вид. В водоемах с высокими значениями электропроводности, редко, преимущественно в обрастаниях.

Mg, α-ms, af, k; Якутия, бассейн Тауйской губы, Британская Колумбия.

S. filiformis var. *exilis* A. Cl.; Patrick, Reimer, 1966. В азиатском секторе Берингии отмечается редко.

Og(in), os, cn, b; бассейн Тауйской губы, Британская Колумбия.

S. goulardi Bréb. var. *goulardi*; Забелина и др., 1951; Комаренко, Васильева, 1975. — *Fragilaria ulna* var. *goulardi* (Bréb.) L.-B. Преимущественно в горных и предгорных водотоках, нечасто.

Og(in), os, cn, k; Якутия, бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Паляваам, Чаунская низменность, Чукотский п-ов.

S. goulardi var. *telezkoensis* Poret.; Забелина и др., 1951; Комаренко, Васильева, 1975. Отмечается обычно вместе с типовой формой вида, нечасто.

Og(in), os, cn, a-b; Якутия, бассейн р. Колымы, Чаунская низменность, Чукотский п-ов.

S. parva Kütz.; Witkowski et al., 2000. — *S. tabutata* var. *parva* (Kütz.) Hust.; *Tabularia parva* (Kütz.) Williams et Round. В опресненных участках морского прибрежья и континентальных солоноватых водоемах, нечасто.

Og(gl), α-ms, af, k; Якутия, бассейн Тауйской губы, Чаунская низменность, Чукотский п-ов, Британская Колумбия.

S. tabutata (Ag.) Kütz.; Забелина и др., 1951; Witkowski et al., 2000. — *Diatoma tabulatum* Ag.; *Synedra tabutata* var. *acuminata* (Grun.) Hust.; *S. tabutata* var. *obtusa* (Arn.) Hust. Эвригалинный вид. В водоемах разного типа и трофности, вплоть до опресненных участков морского прибрежья, среди обрастаний, повсеместно.

Mg, β-ms, af, k; Якутия, бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Яма, Пенжина, Анадырь, Паляваам, Амгуэма, п-ов Камчатка, Чаунская низменность, Чукотский п-ов, Аляска.

S. ulna (Nitzsch) Ehr. var. *ulna*; Забелина и др., 1951. — *Bacillaria ulna* Nitzsch; *Fragilaria ulna* (Nitzsch) L.-B.; *Synedra ulna* var. *subaequalis* (Grun.) V. H. Некоторые авторы (Archibald, 1983, и др.) рассматривают все разновидности данного вида как синонимы. Повсеместно в водоемах разного типа и трофности, вплоть до опресненных участков морского прибрежья.

Og(in), α-ms, af, k; Якутия, бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Яма, Пенжина, Анадырь, Паляваам, Амгуэма, п-ов Камчатка, Чаунская низменность, Чукотский п-ов, Аляска, Алеутские острова, Британская Колумбия.

S. ulna var. *aequalis* (Kütz.) Brun; Забелина и др., 1951; Комаренко, Васильева, 1975. — *Frustulia aequalis* Kütz. Повсеместно в водоемах разного типа и трофности, преимущественно среди обрастаний.

Og(in), α-ms, af, k; Якутия, бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Анадырь, Паляваам, Амгуэма, п-ов Камчатка, Чаунская низменность, Чукотский н-ов, Аляска.

S. ulna var. *amphirhynchus* (Ehr.) Grun.; Забелина и др., 1951; Комаренко, Васильева, 1975. — *S. amphirhynchus* Ehr. Широко распространен в азиатском секторе Берингии, в водоемах разного типа и трофности.

Og(in), β-ms, af, k; Якутия, бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Пенжина, Паляваам, Чаунская низменность, о-в Врангеля, бассейн р. Амгуэма, Чукотский п-ов.

S. ulna var. *claviceps* Hust.; Cumming et al., 1995. В азиатском секторе Берингии отмечается редко.

Og(in), os, cn-af, a-b; бассейн Тауйской губы, Британская Колумбия.

Staurosirella ulna var. *contracta* Østr.; Забелина и др., 1951; Комаренко, Васильева, 1975. В водоемах разного типа и трофности, нечасто.

Og(in), β-ms, af, k; Якутия, бассейны рек Колыма, Анадырь, Амгуэма, Чаунская низменность, Чукотский п-ов.

S. ulna var. *impressa* Hust.; Забелина и др., 1951. В водоемах разного типа, вместе с типовой формой вида, нечасто.

Og(in), β-ms, af, k; бассейны рек Колыма, Анадырь, Амгуэма.

S. ulna var. *lanceolata* (Kütz.) Grun.; Cleve-Euler, 1953. — *S. lanceolata* Kütz. В водоемах разного типа и трофности, вместе с типовой формой вида, обычен в составе обрастаний.

Og(in), α-ms, af, k; бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Яма, Пенжина, Анадырь, Чукотский п-ов.

S. ulna var. *longissima* (W. Sm.) Grun.; Patrick, Reimer, 1966. — *S. longissima* W. Sm.; *S. ulna* var. *biceps* (Kütz.) Schonf. В водоемах разного типа, обычен в составе обрастаний, повсеместно.

Og(in), β-ms, af, k; Якутия, бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Анадырь, Паляваам, Амгуэма, Чаунская низменность, Чукотский п-ов, Аляска.

S. ulna var. *oxyrhynchus* (Kütz.) V. H.; Забелина и др., 1951; Комаренко, Васильева, 1975. — *S. oxyrhynchus* Kütz.; *S. ulna* var. *oxyrhynchus* f. *mediocontricta* (Forti) Hust. В водоемах разного типа и трофности.

Og(in), α-ms, af, k; Якутия, бассейн Тауйской губы, бассейны рек Анадырь, Паляваам, Аляска.

S. ulna var. *spathulifera* Grun.; Забелина и др., 1951. В азиатском секторе Берингии, отмечается редко.

Og(in), β-ms, af, k; Якутия (реки Тата, Оленек, оз. Ытык-Кель).

Tabellaria fenestrata (Lyngb.) Kütz.; Забелина и др., 1951; Krammer, Lange-Bertalot, 2000. — *Diatoma fenestratum* Lyngb. Широко распространен в пределах Берингии, преимущественно в олиготрофных водоемах со средними значениями электропроводности и pH воды, повсеместно.

Og(gb), β-ms, cn, k; Якутия, бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Яма, Пенжина, Анадырь, Паляваам, Амгуэма, п-ов Камчатка, Чаунская низменность, Чукотский п-ов, Аляска, Алеутские острова, Британская Колумбия.

T. flocculosa (Roth) Kütz.; Забелина и др., 1951; Krammer, Lange-Bertalot, 2000. — *Conferva flocculosa* Roth; *Tabellaria fenestrata* var. *asterionelloides* Grun.; *T. fenestrata* var. *intermedia* Grun.; *T. fenestrata* var. *geniculata* A. Cl. В водоемах разного типа и трофности, предпочитает воды, характеризующиеся средними значениями электропроводности и pH, повсеместно.

Og(gb), β-ms, cn-af, k; Якутия, бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Яма, Пенжина, Анадырь, Амгуэма, п-ов Камчатка, Чаунская низменность, о-в Врангеля, Чукотский п-ов, Аляска, Алеутские острова, Британская Колумбия.

T. quadrisepta Knudson; Krammer, Lange-Bertalot, 2000. Отмечается редко.

Og(gb), os, az, k; бассейн р. Анадырь, Аляска.

T. ventricosa Kütz.; Krammer, Lange-Bertalot, 2000. Один из самых обычных и распространенных видов Берингии, отмечается повсеместно.

Og(in), os, az, a-b; Якутия, бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Яма, Пенжина, Анадырь, Паляваам, Амгуэма, Чаунская низменность, Чукотский п-ов, Аляска.

Tetracyclus ellipticus (Ehr.) Grun.; Диатомовый анализ, 1950; Patrick, Reimer, 1966. — *Biblarium ellipticum* Ehr. Отмечается чрезвычайно редко.

Og(in), os, cn, b; бассейн р. Анадырь.

T. emarginatus (Ehr.) W. Sm.; Забелина и др., 1951; Krammer, Lange-Bertalot, 2000. — *Biblarium emarginatum* Ehr. В водоемах с пониженной электропроводностью, обычен в обрастаниях водотоков с нейтральным pH, нечасто.

Og(in), os, cn, a-b; бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Пенжина, Анадырь, Амгуэма, Чукотский п-ов, Аляска.

T. glans (Ehr.) Ehr.; Krammer, Lange-Bertalot, 2000. — *Navicula glans* Ehr.; *Tetracyclus lacustris* Ralfs; *T. lacustris* var. *capitatus* Hust.; *T. lacustris* var. *elegans* (Ehr.) Hust.; *T. lacustris* var. *elongatus* Hust.; *T. lacustris* var. *strumosa* (Ehr.) Hust. В олиготрофных, нейтральных или слабо кислых водоемах, нечасто.

Og(gb), os, cn, k; бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Яма, Пенжина, Анадырь, Паляваам, Амгуэма, Чукотский п-ов, Аляска.

T. rupestris (Braun) Grun.; Забелина и др., 1951; Krammer, Lange-Bertalot, 2000. — *Gomphogramma rupestris* Braun. Наиболее часто отмечается в олиготрофных ручьях с нейтральным или слабо кислым pH.

Og(gb), os, cn, k; бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Яма, Пенжина, Анадырь, Паляваам, Амгуэма.

Большинство приведенных в списке диатомей широко распространены в водоемах земного шара: почти 70 % из них — всесветно, около 30 % характеризуются как арктобореальные виды.

Около половины представленных таксонов (45—50 %) можно считать обычными для данного региона. Они, как правило, отличаются не только высокой степенью встречаемости, но и заметным количественным развитием. Наиболее яркими представителями этой группы диатомовых являются *Diatoma hiemalis*, *D. mesodon*, *D. tenue*, *D. vulgare*, *Fragilaria acus*, *F. arcus*, *F. capucina*, *F. famelica*, *F. parasitica*, *F. rumpens*, *F. vaucheria*, *Fragilariforma mesolepta*, *F. virescens*, *Meridion circulare*, *Pseudostaurosira binodis*, *P. brevistriata*, *Staurosira construens*, *S. venter*, *Staurosirella leptostauron*, *S. pinnata*, *Synedra tabutata*, *S. ulna*, *Tabellaria fenestrata*, *T. flocculosa* и др. Примерно 25—30 % обнаруженных таксонов распространены практически повсеместно, но в количественном отношении немногочисленны. Остальные таксоны (20—25 %) редки в водоемах Берингии. Некоторые из них (*Asterionella ralfsii*, *Fragilaria delicatissima*, *F. elliptica*, *F. lata*, *F. pulchella* var. *lacerata*, *F. schulzii*, *F. utermoehlii*, *F. vaucheriae* var. *kamtschatica*, *Fragilariforma virescens* var. *acuminata*, *Oxyneis binalis*, *Staurosira construens* var. *pumila*, *S. oldenburgiana*, *Staurosirella pinnata* var. *acuminata*, *Synedra filiformis* var. *exilis*, *S. ulna* var. *claviceps*, *Tabellaria quadrisepta*, *Tetracyclus ellipticus* и др., обнаружены лишь в 1—2 пробах и представлены единично.

В экологическом отношении данный комплекс диатомовых можно охарактеризовать как группу пресноводных водорослей, предпочитающих маломинерализованные олиготрофно-мезотрофные водоемы с нейтральным или слегка повышенным pH.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Диатомовый анализ. Ки. 1—3 / Под ред. А. И. Прошкииой-Лавреико. 1950. Ки. 3. 398 с.

Забелина М. М., Киселев И. А., Прошкина-Лавренко А. И., Шешукова В. С. Диатомовые водоросли // Вып. 4. Определитель пресноводных водорослей СССР. М., 1951. 650 с.

Гусляков Н. Е., Закордонец О. А., Герасимюк В. П. Атлас диатомовых водорослей беитоса северо-западной части Черного моря и прилегающих водоемов. Киев, 1992. 112 с.

Комаренко Л. Е., Васильева И. И. Пресноводные диатомовые и сииезелеиые водоросли водоемов Якутии. М., 1975. 423 с.

Лосева Э. И. Атлас пресиоводных плейстоценовых диатомей европейского северо-востока. СПб., 2000. 213 с.

Харитонов В. Г. Представители семейства *Achnanthaceae* (*Bacillariophyta*) в пресиых водоемах Бернигии // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 4 С. 53—61.

Харитонов В. Г. Представители *Centrales* (*Bacillariophyceae*) в водоемах Бериигии // Бот. журн. 2005а. Т. 90. № 3. С. 336—350.

Харитонов В. Г. Представители семейства *Enotiaceae* (*Bacillariophyceae*) в пресиых водоемах Берннгии // Бот. журн. 2005б. Т. 90. № 2. С. 165—182.

Archibald R. E. M. The diatoms of the Sundays and Great Fish Rivers in the Eastern Cape Province of South Africa // Bibl. Diatomologica. 1983. Bd I. 432 p.

Bukhtiyarova L. Diatoms of Ukraine Inland waters. Kiev, 1999. 133 p.

Cleve A. On recent freshwater Diatoms from Lule Lappmark in Sweden // Bih. K. Sv. Vet. Akad. Handl. Stockholm, 1895. Bd 21. Afd. 3. N 2. 49 p.

Cleve-Euler A. Die Diatomen von Schweden und Finnland // K. Sv. Vet. Akad. Handl. Stockholm, 1953. Bd 4. N 1. 149 S.

Cumming B. F., Wilson S. E., Hall R. L., Smol J. P. Diatoms from British Columbia (Canada) Lakes and Their Relationship to Salinity, Nutriems and Other Limnological Variables. Berlin—Stuttgart, 1995. 207 p.

Fallu M. A., Allaire N., Pienitz R. Freshwater Diatoms from northern Québec and Labrador (Canada). Species — environment relationships in lakes of boreal forest, forest-tundra and tundra regions // Bibliotheca Diatomologica. 2000. Vol. 45. 200 p.

Heribaud J. Les diatomees d'Auvergne. 1893. 233 p.

Hustedt F. Die Kieselalgen Deutschlands, Osterreichs und der Schweiz unter Berucksichtigung der ubrigea Lander Europas sowie der angrenzenden Meeresgebiete Kryptogamenflora. 1927—1930. Bd VII. Teil 1. 925 S.; 1931—1959. Teil 2. 845 S.; 1961—1966. Teil 3. 816 S.

Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. Teil 3: *Centrales*; *Fragilariaceae, Eunotiaceae* // Süßwasserflora von Mitteleuropa. Stuttgart; Jena, 2000. Bd 2. 599 p.

Lange-Bertalot H., Genkal S. I. Diatoms from Siberia. I. Islands in the Arctic Ocean (Yugorsky-Shar Strait) // Iconographia Diatomologica. 1999. Vol. 6. P. 302.

Mayer A. Beitrage zur Diatomeenflora Bayerns. I. A. *Bacillariales* aus dem Fichtelgebirge und angrenzenden Gebieten. B. *Bacillariales* aus dem Bayrischen Walde. S. 1—99; II. *Bacillariales* von Dillingen a. Donau. S. 101—125; III. A. *Bacillariales* aus einem Weiher bei Kondrau. B. Regensburger Bacillarien. S. 127—151 // Denkschrift. Konigl. Bayerische Botanische Gesellschaft, Regensburg. 1917 (1916) neue Folge. Bd 7. S. 1—162.

Patrick R. E., Reimer C. W. The Diatoms of the United States Exclusive of Alaska and Hawaii // Monographs Acad. Nat. Sc. Philadelphia. 1966. 688 p.

Pritchard A. A. History of the infusoria including the *Desmidiaceae* and *Diatomaceae*. London, 1861. 968 p.

Rabenhorst L. Die Algen Europa's. Fortsetzung der Algen Sachsens, resp. Mittel-Europa'. 1861—1879. P. 1001—2590.

Round F. E., Crawford R. M., Mann D. G. The Diatoms. Biology et Morphology of the genera. Cambridge, 1990. 747 p.

Schmidt A. Atlas der Diatomaceen-Kunde. Heft 1—120. Tafeln 1—460. Leipzig, 1874—1959.

Stoermer E. F., Kreis R. G., Andersen N. A. Checklist of diatoms from the Laurentian Great Lakes. II // J. Great Lakes Res. 1999. N 3. P. 515—566.

Van Heurck H. Synopsis des Diatomées de Belgique. Atlas. (1880—1885).

Witkowski A., Lange-Bertalot H., Metzeltin D. Diatom Flora of Marine Coasts // Iconographia Diatomologica. 2000. Vol. 7. 925 p.

SUMMARY

125 species and infraspecific taxa of *Fragilariaceae* (*Bacillariophyceae*) found in the waterbodies of Beringia are listed.

УДК 582.251.72 Бот. журн., 2005 г., т. 90, № 11

© Е. Н. Виноградова, Г. А. Белякова

ВИДЫ *TRACHELOMONAS* (*EUGLENOPHYTA*) НА ТЕРРИТОРИИ МОСКВЫ И МОСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ

E. N. VINOGRADOVA, G. A. BELYAKOVA. SPECIES OF *TRACHELOMONAS* (*EUGLENOPHYTA*) IN MOSCOW AND THE MOSCOW REGION

МГУ им. Ломоносова, биологический факультет каф. Микологии и альгологии
119899 Москва, Воробьевы горы
E-mail: lizavin@yandex.ru
Поступила 22.03.2005

Впервые в водоемах Московской обл. отмечено 7 видов и 1 внутривидовой таксон из рода *Trachelomonas*, в водоемах Москвы впервые найдено 6 видов и 7 внутривидовых таксонов. Приведены эколого-географические данные для всех видов рода *Trachelomonas* Ehr ., встреченных на обследованной территории.

Ключевые слова: *Trachelomonas*, виды, Москва, Московская обл.

Эвгленовые водоросли широко распространены в различных пресных водоемах, где являются хорошими индикаторами степени органического загрязнения водоемов и принимают участие в процессах их самоочищения. В водоемах, загрязненных органическими веществами растительного происхождения, интенсивно развиваются виды рода *Trachelomonas*.

Видовой состав рода *Trachelomonas* на территории России и сопредельных стран изучен отрывочно. Наиболее полные данные имеются для Украины — 489 видов (Ветрова, 1986, 1993). Для Верхневолжского региона, куда входит и Московская обл., Т. Г. Попова (1974) указывает всего 26 видов. Впервые виды *Trachelomonas* (2 вида) на территории Московской обл. упоминаются в «Материалах по флоре водорослей Московской губернии» (Иванов, 1899). К настоящему времени для Московской обл. отмечен 31 вид (47 таксонов видового и внутривидового ранга) (Усачева, 2002; Анисимова, Виноградова, 2003).

Материал и методика

Материалом для исследования послужили пробы водорослей, отобранные в 270 различных водоемах и водотоках на территории Москвы и Московской обл. в период с мая по ноябрь с 1999 по 2003 г. Основную массу обследованных водных объектов составляли пруды, в меньшем количестве — болота, озера, реки, временные водоемы. Сбор и обработка материала осуществлялись по общепринятым методикам (Вассер и др., 1989). Пробы фиксировались 4%-м раствором формалина или раствором Люголя. Изучение живого и фиксированного материала проводили с помощью микроскопов Биолам Р-15 при увеличении 400, 900 и электронных сканирующих микроскопов Hitachi и Camscan-400F при увеличении 1500—8000. Для определения использовали отечественные и зарубежные определители эвгленовых (Попова, 1955; Попова, 1966; Попова, Сафонова, 1976; Ветрова, 1986; Васильева, 1986; Ветрова, 1993; Willis, 1922; Huber-Pestalozzi, 1955; Leedale, 1967; John D. M. et al., 2002). Эколого-географический анализ проводили по Бариновой и др., (2000), справочнику «Водоросли» (Вассер и др., 1989), «Унифицированным методам исследования» (1977), А. Л. Тахтаджяну (1978).

Результаты и обсуждение

По результатам проведенных исследований и литературным данным (Иванов, 1899; Никитинский, 1912; Гринберг, 1913; Коршиков, 1928; Попова, 1955; Попова, 1966; Попова, Васильева, 1970; Попова, 1973; Попова, Сафонова, 1976; Ветрова, 1986; Васильева, 1986; Ветрова, 1993; Смирнов и др., 1997; Усачева, 2002; Анисимова, Виноградова, 2003) составлен список видов *Trachelomonas*, встречающихся в водоемах Москвы и Московской обл. (см. таблицу). Как видно из таблицы, на обследованной территории отмечены: 71 внутривидовой таксон, относящийся к 45 видам, на территории Москвы — 40 внутривидовых таксонов (25 видов), на территории Московской обл. — 44 внутривидовых таксонов (30 видов). Новыми для территории Московской обл. являются 7 видов и 1 внутривидовой таксон, для Москвы — 16 видов и 7 внутривидовых таксонов (см. таблицу-вклейку). Не были найдены 7 таксонов видового и внутривидового ранга, известных по литературным данным. Их отсутствие в наших сборах, скорее всего, можно объяснить изменением экологических условий водоемов и уничтожением ряда мест обитания.

Для встреченных нами видов были учтены литературные данные (см. таблицу) по приуроченности к местообитанию, подвижности водных масс, pH среды, отно-

Список таксонов рода *Trachelomonas* на территории Москвы и Московской обл. с основными эколого-географическими показателями

	Показатели						
Таксоны	M	T	R	S	H	pH	G
**Trachelomonas acanthostoma* Stokes f. *acanthostoma*			st-str	o			
**T. acanthostoma* f. *europea* (Drez.) Vetrova			st				
§*T. acanthostoma* f. *minor* (Drez.) Vetrova			st-str				
*#*T. allia* Drez.		eut	st-str	1.6β-o			
+**T. armata* (Ehr.) Stein var. *armata*			st	3.0α			k
**T. armata* var. *stenii* Lemm.			st				
*#*T. armata* var. *echinata* (Da Cunha) Popova			st	3.0α			
+**T. armata* var. *heterospina* Swir.			st	o			
+**T. bacillifera* Playf. var. *bacillifera*	p-b		st-str				k
*#*T. bacillifera* var. *minima* Playf.			st-str				
+#*T. bulla* Stein	p		st-str	3.0α			cb
+*T. caudata* (Ehr.) Stein f. *caudata*	p-b	eut	st-str	2.0β			Ha, Nt
+#*T. caudata* f. *pseudocaudata* (Defl.) Popova			st				
+#*T. cervicula* Stokes em. Swir. var. *cervicula*	p-b		st-str	2.0β			Ha, Pt, Nt
+*T. conradii* Skv.			st-str				
+#*T. crebea* Kellicott	p-b		st-str				Ha
+**T. cylindrica* (Ehr.) Playf.	p-b	eut	st-str	1.6β-o			k
+*T. curta* Da Cuncha f. *curta*			st	β			
*+*T. dubia* (Swir.) Defl. f. *dubia*	p		st				Ha

Таксоны	Показатели M	T	R	S	H	pH	G
*#*T. dubia* f. *acuminata* Defl.			st				
**T. dubia* f. *lata* (Defl.) Popova			st				
+**T. dybowskii* Drez.			st				
§*T. euchlora* (Ehr.) Awer.			st	β-o			
*#*T. globularis* (Awer.) Lemm. f. *globularis*			st-str				
*#*T. granulata* Swir.	p		st-str			Ind6-8	cb, v, it
*#*T. granulosa* Playf. var. *granulosa*		eut	st-str				
+*T. hispida* (Petry) Stein var. *hispida*	p-d	eut	st	2.0β	hb		k
+**T. hispida* var. *dustralica* Playf.			st				
+**T. hispida* var. *coronata* Lemm.	p		st		hb		k
+**T. hispida* var. *crenulatocollis* (Maskell) Lemm.			st		hb		k
**T. hispida* var. *duplex* Defl.			st		acf		
+*T. hispida* var. *granulata* Playf.			st-str		hb		
+**T. hispida* var. *punctata* Lemm.			st-str				
**T. hispida* var. *spinulosa* Skv.			st-str				
+#*T. horrida* Palmer f. *horrida*			st-str				
**T. intermedia* Dang. f. *intermedia*	p-b	eut	st		hb		k
+**T. lacustris* Drez. em. Balcch var. *lacustris*	p	eut	st	2.0β	hb		k
+*T. lacustris* var. *klebsii* (Defl.) Popova			st				
§*T. longicollis* Wermel			st			acf6.5	cb
*#*T. manginii* Defl. f. *manginii*	p		st				Ha, kb
+**T. oblonga* Lemm. var. *oblonga*	p	eut	st-str	2.0β	hb		k
+*T. oblonga* var. *pulcherrima* (Playf.) Popova			st-str				
§*T. oblonga* var. *punctata* Lemm.			st-str				
§*T. oblonga* var. *truncata* Lemm.			st-str				
+**T. obovata* Stokes em. Delf. f. *obovata*	p-b		st-str	1.8 o-α	oh		Ha
*#*T. obovata* f. *novae-zemliae* (Schrsch.) Popova			st				eu, az
**T. ornata* (Swir.) Skv.			st-str				
**T. pavlovskoensis* (V. Poljansk.) Popova			st-str				
§*T. perforata* Awer.			st				
+**T. planctonica* Swir.	p	eut	st-str	1.65β-o	i	ind	k
+**T. playfairi* Defl.	p-b		st-str				Ha, sz, Au
+#*T. pseudobulla* Swir. f. *pseudobulla*	p-b	eut	st-str	1.0 o		alf 8	Ha, az
*#*T. pseudobulla* f. *bulloides* (Balech et Dastugua) Vetrova	p-b		st-str				k
+*T. raciborskii* Wolosz. var. *raciborskii*			st-str				
+**T. rotunda* Swir.	p		st-str	1.0 o		Ind6-8	Ha, Hn
*#*T. scabra* Playf. var. *scabra*	p-b	eut	st				Ha, az
+*T. similes* Stokes	p-b		st-str	2.0β	i		Ha, Pt
+*T. stokesii* Drez.			st				k
+**T. superba* Swir. em. Delf. f. *superba*	p-b		st	1.5β-o			Ha, Pt, Nt
+#*T. sydneyensis* Playf. var. *sydneyensis*			st-str				
+**T. verrucosa* Stokes var. *verrucosa*			st	1.8o-α			b
*#*T. verrucosa* var. *granulosa* (Playf.) Conrad			st-str				k
+**T. volvocina* Ehr. var. *volvocina*	b	eut	st	2.0β	hb	Ind4.0-8.5	k
+**T. volvocina* var. *derephora* Conrad			st-str				
+*T. volvocina* var. *papillato-punctata* Skv.			st-str		hb		
+**T. volvocina* var. *subglobosa* Lemm. em. Swir.			st-str	o	hb		
**T. volvocinopsis* Swir. f. *volvocinopsis*	p		st-str	2.0β	i		

Продолжение таблицы

	Показатели						
Таксоны	M	T	R	S	H	pH	G
**T. volzii* Lemm.	p-b	war	st-str			ind 6.1	cb, sz, gk
§*T. wermelii* Skv.	b	eut	st			ind 6.7	Ha, Nt
+#*T. woronichiniana* Popova			st				
**T. woycickii* Korczw.			st				

Примечание. Показатели: M — тип местообитания, T — приуроченность к интервалам температур, R — реофильность, S — индекс сапробности, H — отношение к хлоридам, pH — отношение к pH, G — географическое распространение. Тип местообитания: p — планктонный, b — бентосный, p-b — планктонно-бентосный. Приуроченность к интервалам температур: warm — тепловодный, eut — эвритермный. Реофильность: st-str — стояче-текучие воды, st — стоячие воды, str — текучие воды. Индекс сапробности в системе Сладечека: β — β-мезосапробная, L — α-мезосапробная, o — o-олигомезосапробная зоны. Отношение к хлоридам: i — индифферент, hb — галофоб, hl — галофил; mh — мезогалоб. Отношение к pH: ind — индифферент, вcf — ацидофил, alf — алкалифил (с указанием диапазона pH). Географическое распространение: k — космополит, b — бореальный, Ha — голарктический, Pt — палеотропический, Au — австралийский, Hn — голантарктический, Nt — неотропический, cb — циркумбореальный, kb — карибский, sz — средиземноморский, gk — гвинео-конголезский, it — ирано-туранский, va — восточноазиатский, az — амазонский. Знаками «+» обозначены виды, найденные на территории Московской обл., «*» — на территории г. Москвы, «§» — известные только по литературным данным, «#» — найденные впервые в Москве и Московской обл.

шению к содержанию хлоридов, биогенного фосфора и азота в воде и географическому распространению.

Как видно из таблицы, приуроченность к местообитанию определена для 26 таксонов внутривидового ранга. Из них большинство (14) — планктонно-бентосные и планктонные организмы, только 2 вида (*T. volvocina* и *T. wermelii*) — бентосные.

Отношение к температуре воды известно для 14 видов. Большинство видов (12) являются эвритермными, к тепловодным относится 1 вид — *T. volzii.*

Для всех видов известны данные по приуроченности к подвижности водных масс. Из них 39 внутривидовых таксонов (26 видов) предпочитают стояче-текучие водоемы и 32 внутривидовых таксона (19 видов) развиваются в подвижных водах (см. таблицу).

У 12 видов, для которых известен индекс сапробности, он изменяется в пределах от 1 до 3, при этом у большинства (8 видов) он колеблется в пределах 2, что указывает на приуроченность этих видов к β-мезосапробным условиям водоемов (см. таблицу).

По отношению к содержанию хлоридов в воде выявлено 15 таксонов внутривидового ранга (9 видов) индикаторов. Большинство видов представлены галофобами — 10 внутривидовых таксонов (5 видов).

Отношение к pH среды известно для 8 видов, 6 из которых являются индифферентами (см. таблицу).

Для 29 внутривидовых таксонов (27 видов) выявлено географическое распространение; 11 внутривидовых таксонов (9 видов) — космополиты (см. таблицу).

Приведенные в таблице экологические данные показывают, что на территории г. Москвы и Московской обл. представители рода *Trachelomonas* предпочитают водоемы со стояче-текучими водами, низкой степенью минерализации, pH, близкой к нейтральной, и приурочены к придонным и верхним слоям толщи воды. Среди найденных представителей преобладают космополиты.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Анисимова О. В., *Виноградова Е. Н.* Евгленовые водоросли (*Euglenophyta*) водоемов Звенигородской биологической станции им. С. Н. Скадовского (Московская область) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2003. Т. 108. Вып. 5. С. 48—53.

Баринова С. С., *Медведева Л. А.*, *Анисимова О. В.* Водоросли — индикаторы в оценке качества окружающей среды. М., 2000. 150 с.

Вассер С. П., *Кондратьева Н. В.*, *Масюк Н. П.* и др. Водоросли: Справочник. Киев, 1989. С. 136—540.

Васильева И. И. Желтозеленые и эвгленовые водоросли Якутии. Якутск, 1987. 366 с.

Ветрова З. И. Эвгленофитовые водоросли // Флора континентальных водоемов Украинской ССР. Киев, 1986. Вып. 1. Ч. 1. 345 с.

Ветрова З. И. Эвгленофитовые водоросли // Флора континентальных водоемов Украинской ССР. Киев, 1993. Вып. 1. Ч. 2. 355 с.

Гринберг Р. Опытъ изучения флоры и фауны Московского водопровода (исполнено в бактериологической лаборатории Московского коммерческого института) // Изв. Московского коммерческого ин-та. М., 1913. кн. 1.

Иванов Л. Материалы по флоре водорослей Московской губернии // Бюл. МОИП. Отд. биол. М., 1899. Т. 12. № 4. С. 350—393.

Коршиков А. А. Материалы по гидробиологии Луцинского болота. 4. Некоторые данные о распределении водорослей и жгутиковых в Луцинском болоте // Тр. Звенигородской гидрофизиол. станции Ин-та эксп. биол. ГИНЗ. М., 1928. С. 404—422.

Никитинский Я. Я. Биологическое обследование реки Москвы и ее больших притоков между городом Звенигородом и Рублевской насосной станцией // Отчет Московской городской управы. М., 1912. 216 с.

Попова Т. Г. Определитель пресноводных водорослей СССР. Эвгленовые водоросли. М., 1955. Вып. 7. 282 с.

Попова Т. Г. Водные и наземные сообщества низших растений Сибири. Новосибирск, 1974. 149 с.

Попова Т. Г. Флора споровых растений СССР // Эвгленовые водоросли. М.; Л., 1966. Т. 8. 412 с.

Попова Т. Г., *Сафонова Т. А.* // Роды *Trachelomonas*, *Strombomonas*, *Eutreptia*, *Euglena*. Флора споровых растений СССР. М.; Л., 1976. Вып. 2. 285 с.

Попова Т. Г. Водоросли, грибы и лишайники лесостепной и лесной зон Сибири. Новосибирск, 1973. 131 с.

Попова Т. Г., *Васильева Л. Н.* Водоросли и грибы Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск, 1970. Ч. 1 (3). 247 с.

Смирнов Н. Н., *Белякова Г. А.*, *Гололобова М. А.* Водоросли Глубокого озера // Тр. гидробиол. станции на Глубоком озере. М., 1997. Т. 7. С. 91—127.

Тахтаджян А. Л. Флористические области земли. Л., 1978. 248 с.

Унифицированные методы исследования качества вод // Атлас сапробных организмов. М., 1977. 150 с.

Усачева И. С. Водоросли водоемов Московской области. Основы изучения видового разнообразия. М., 2002. 140 с.

Huber-Pestalozzi G. Euglenophyceen. Stuttgard, 1955. 608 p.

John D. M., *Whitton B. A.*, *Brook A. J.* The Freshwater algal flora of the British isles. Cambridge, 2002. 702 p.

Leedale G. F. Euglenoid Flagellates. London, 1967. 242 p.

Willis J. C. Age and area. A study in geographical distribution and origin of species. Cambridge, 1922. 259 p.

SUMMARY

40 species of the genus *Trachelomonas* Ehr. were recorded in the waterbodies of Moscow and the Moscow Region. 7 species are new to the Moscow Region and 6 to Moscow. The ecological analysis of *Trachelomonas* showed that in the area under study its species prefer stagnant-flowing waters with low degree of mineralization and pH close to neutral. They occur at the bottom and in upper layers of water.

УДК 582.734.4 (470.3) Бот. журн., 2005 г., т. 90, № 11

© А. А. Артамонов

ROSA CARYOPHYLLACEA (*ROSACEAE*) В СРЕДНЕЙ РОССИИ

A. A. ARTAMONOV. *ROSA CARYOPHYLLACEA* (*ROSACEAE*) IN THE MIDDLE RUSSIA

Всероссийский научно-исследовательский и проектно-технологический институт рапса
398037, Липецк, Боевой проезд, 26

Поступила 19.05.2003
Окончательный вариант получен 09.02.2005

Сообщается о местонахождениях *R. caryophyllacea* в Средней России. Для Липецкой и Тульской областей указывается впервые. Рассматриваются некоторые морфологические особенности вида.

Ключевые слова: *Rosa caryophyllacea*, местонахождения, морфологические признаки, Белгородская, Воронежская, Липецкая и Тульская области.

Rosa caryophyllacea Bess. описана с территории Украины, из окрестностей г. Кременца (Besser. 1815 : 18). В Западной Европе *R. caryophyllacea* встречается в южной части Польши, в Чехии, Словакии, Венгрии и на Балканском п-ове (Бузунова, 2001а). J. Klášterský (1968) приводит его также для Италии, Австрии и Румынии. На территории Восточной Европы *R. caryophyllacea* отмечена в Центральном, Западном, Восточном и Крымском регионах. В пределах Центрального региона встречается в Верхне-Днепровском и на юге Волжско-Донского флористических районов (Бузунова, 2001б). Восточная граница ареала вида проходит по территории Ростовской обл. 2 изолированных местонахождения обнаружены на юго-западе Калмыкии и в районе Кавказских Минеральных вод (Бузунова, 2001б). Вид указывался для Армении (Ярошенко, 1945).

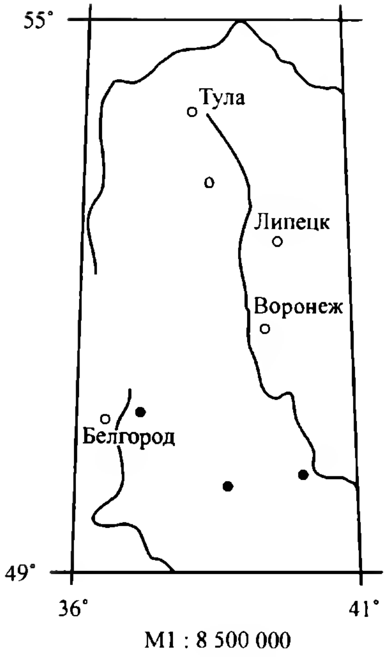
Несомненно, ареал *R. caryophyllacea* требует дальнейшего изучения. В работе А. Лоначевского (1910 : 27) имеются указания на ошибочные определения шиповников некоторыми авторами (как «*R. caryophyllacea*»). На неверные диагнозы вида у H. Christ (1873) и L. Keller (1931) указывает В. Г. Хржановський (1954 : 191). Ряд авторов (Федченко, Флеров, 1909; Szafer, 1935; Юзепчук, 1941, и др.) отмечают у *R. caryophyllacea* на побегах 2—3-го порядков игловидные шипики и железистые щетинки, что характерно для *R. zalana* Wiesb. О. М. Дубовик (1989) смешивала *R. caryophyllacea* с *R. squarrosa* (Rau) Boreau. Распространение вида в средней полосе Европейской России мало изучено. С. В. Голицын (1963) и Н. С. Камышев (1978) приводили его для Воронежской и Курской областей. Однако в результате неправильного определения материалов за *R. caryophyllacea* принимался *R. jundzillii* Bess. Дубовик (1989) указывала *R. caryophyllacea* для России на юге Среднерусской возвышенности (конкретные местонахождения вида в ее работе не сообщаются).

На основе имеющихся гербарных сборов и личных находок приводим достоверные местонахождения *R. caryophyllacea* на территории Средней России (см. рисунок). В тексте даются ссылки на Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE), Института ботаники им. Н. Г. Холодного НАН Украины (KW), заповедника «Галичья гора» (VU).

Местонахождения *Rosa caryophyllacea* в Средней России

Белгородская обл.: Корочанский р-н, с. Нечаево, на меловых склонах, 25 VIII 1965, О. Дубовик (KW); [Ровеньский р-н] пгт Ровеньки, на задернованном мелу, 7 IX 1965, О. Дубовик (KW).

Местонахождения *R. caryophyllacea* в Средней России.



Воронежская обл.: Россошанский р-н, с. Дерезовка [в настоящее время Верхнемамонский р-н], на меловых обнажениях в лесу, 3 IX 1965, Смолко (KW).

Другой образец из Воронежской обл. (окр. Калача того же р-на, близ бывшего колхоза «Авангард»), урочище Закалач, юго-вост. склон высокого мелового бугра, 4 VI 1958, С. Голицын (LE, VU), отнесенный к *R. caryophyllacea*, принадлежит, по нашему мнению, к *R. jundzillii* Bess.

Липецкая обл.: Лебедянский р-н, 2 км на северо-запад от с. Осиново, устье лога Чепище, правобережное присклоновое плато, остепненный луг на маломощном черноземе с близким залеганием известняка, редко, 30 VI 1994, А. Артамонов (LE) (отмечено 5 небольших вегетирующих кустиков на площади 1 м^2, максимальная высота — 0.7 м, вид страдает от весеннего пала, но отрастает за счет корневищных отпрысков); 1.2 км на юго-запад от дер. Бибиково, правобережный разнотравно-злаковый склон долины р. Красивая Меча, сев. экспозиция, редко, 15 VI 2001, А. Артамонов (LE) (2 куста на расстоянии 1 м друг от друга; максимальная высота — 1.35 м; фенологическое состояние — завязи больше, чем бутонов и цветков). Новый вид для Липецкой обл.

Тульская обл.: Ефремовский р-н, околица с. Хомяково, правобережный разнотравно-злаковый склон долины р. Красивая Меча, сев.-зап. экспозиция, редко, 16 VI 2001, А. Артамонов (LE) (6 кустов на площади 6 м^2; максимальная высота — 1.35 м; фенологическое состояние — середина цветения); околица дер. Большая Сухотинка, на краю лесополосы (*Salix fragilis* L ., *Populus tremula* L., *Rhamnus cathartica* L. и др.), единственная находка, 18 VIII 2002, А. Артамонов (LE) (H = 2.1 м; фенологическое состояние — зелено-оранжевые плоды). Для Тульской обл. вид указывается впервые.

Сборы *R. caryophyllacea* из Беловского р-на Курской обл. (Голицын, 1963; Камышев, 1978) нам неизвестны.

Морфологические особенности *R. caryophyllacea*

W. Besser (1822 : 19, 68) указывает, что черешки (стержни) листьев *R. caryophyllacea* часто бывают пушистыми. По. сообщению И. Шмальгаузена, «Около Киева найдены только формы с почти голыми листьями» (Шмальгаузен, 1892 : 40). В. Г. Хржановський (1954) выделял 4 разновидности этого вида, но только 1 из них гололистная (var. *blockii* Chrshan.nom.nud.). Исследованные И. О. Бузуновой (2001a : 236) автентичные образцы *R. caryophyllacea* имеют листочки или без простых волосков на нижней поверхности, или изредка с волосками по средней жилке листочков; иногда волоски отсутствуют не только на листочках, но и на рахисе листа. Besser (1822 : 20) отметил, что листочки пахнут гвоздикой. Наши среднерусские растения этого вида гололистны, а запах от листьев мы назвали бы смолистым.

Одна из характерных особенностей *R. caryophyllacea* — наличие железок не только на нижней поверхности листочков, но и на верхней (Besser, 1822; Шмальгаузен, 1892; Федченко, Флеров, 1909, и др.). У экземпляров этого вида из Средней России листочки также более железистые снизу, чем сверху.

Шипы *R. caryophyllacea* Besser (1822 : 19—20) характеризует таким образом: «aculeis infra stipularibus et petiolorum recurvis, basi compressis» («шипы под прилистниками и черешками загнутые назад, сжатые в основании»). И. Шмальгаузен (1895) указывает, что шипы у вида толстые и согнутые. Последующие авторы (Федченко, Флеров, 1909; Szafer, 1935; Юзепчук, 1941; Хржановський, 1954; Klášterský, 1968; Дубовик, 1987; Adler, 1994) отмечают у *R. caryophyllacea* 3 вида шипов: 1) изогнутые, 2) прямые и 3) игловидные шипики и щетинки. Некоторые исследователи (Klášterský, 1974; Шмите, 1988; Бузунова, 1991; Дубовик, Вынаев, 1999) выделяют в самостоятельный вид *R. zalana* Wiesb. (*R. caryophyllacea* Bess. var. *zalana* (Wiesb.) J. B. Keller), который характеризуется наличием мелких игловидных шипиков и стебельчатых железок на цветоносных веточках. Среднерусские растения имеют крупные серповидно искривленные шипы в средней и верхней частях стебля. В местах ветвления (на годичных побегах ниже прилистников) присутствуют парные серповидные шипы. Нижняя часть стебля имеет малочисленные, уменьшенные шипы переходного типа от прямых к изогнутым. Турионы невооруженные или с единичными искривленными (почти прямыми) шипами небольшого размера. Плодущие веточки лишены игловидных шипиков и щетинок.

Только I. Klášterský (1968) указывает для *R. caryophyllacea* плоды около 10 мм дл. Наши растения из окрестностей деревень Бибиково и Большая Сухотинка (18 VIII 2002) имели следующие показатели: длина плодов — 12—25 (18.5) мм, ширина — 9—15 (11.7) мм, длина плодоножек — 3—25 (17.5) мм, количество плодов в щитке — 1—4 (1.5) (см. таблицу).

W. Besser (1822 : 19) отмечает у *R. caryophyllacea* гладкие плодоножки. Некоторые авторы (Шмальгаузен, 1892; Юзепчук, 1941; Хржановський, 1954) указывают, что плодоножки у *R. caryophyllacea* бывают иногда с редкими железистыми щетинками. У растений из окрестностей деревень Бибиково и Большая Сухотинка (18 VIII 2002) плодоножки (численность выборки n = 112) большей частью (83.04 %) гладкие, а меньшая их часть (16.96 %) с немногими (1—10) железистыми щетинками. Имеется в виду, что на каждом отдельном кусте имеются плоды как с гладкими, так и железистыми плодоножками. Железистые щетинки расположены

Морфометрические показатели *R. caryophyllacea*

Показатели	n	min—max	M ± m	S	V	P
Длина лепестка, мм	78	11—21	15.81 ± 0.24	2.13	13.44	1.52
Ширина лепестка, мм	78	9—18	12.72 ± 0.23	2.00	15.70	1.78
Длина плода, мм	112	12—25	18.49 ± 0.21	2.23	12.08	1.14
Ширина плода, мм	112	9—15	11.69 ± 0.09	0.95	8.08	0.76
Длина плодоножки, мм	112	3—25	7.52 ± 0.33	3.54	47.04	4.45
Число плодов в щитке, шт.	140	1—4	1.47 ± 0.60	0.70	47.84	4.04
Число железистых щетинок на плоде, шт.	18	1—20	4.78 ± 1.08	4.57	95.66	22.55
Число железистых шетинок на плодоножке, шт.	19	1—10	3.58 ± 0.49	2.12	59.14	13.57

Примечание: min—max — минимальное и максимальное значения; M ± m — средняя и ошибка средней; S — стандартное отклонение; V — коэффициент вариации, %; p — точность опыта, %.

преимущественно в верхней части плодоножки. Кроме того, они встречаются и в основании плода (см. таблицу). Как правило, железистость наблюдается и у плодоножки, и у плода. Но в двух случаях были только железистые плодоножки, а в одном — только железистое основание плода (n = 19). Редкие железистые щетинки на плодах *R. caryophyllacea* отмечал и И. Шмальгаузен (1892 : 14).

Противоречивы указания о положении чашелистников при плодах *R. caryophyllacea*. Одни авторы (Федченко, Флеров, 1909; Szafer, 1935; Klášterský, 1968; Бузунова, 1991; Adler, 1994) пишут, что они вниз отогнутые, другие — раскрытые (Besser, 1822), отстоящие (Шмальгаузен, 1895), прямостоячие и оттопыренные (Юзепчук, 1941), широко расставлены в стороны (Хржановський, 1954). R. Keller (1931) указывает, что они вниз отогнутые или почти прямостоячие. Согласно В. Г. Хржановскому (1958 : 287), чашелистики *R. caryophyllacea* «во второй половине июня направлены вниз, но позднее, в конце августа—сентябре, приподнимаются кверху и достигают горизонтального положения». По нашим наблюдениям 18 VIII 2002 г., чашелистики *R. caryophyllacea* из окрестностей деревень Бибиково и Большая Сухотинка были ориентированы следующим образом: немного приподняты вверх (1.37 %), горизонтально (7.35 %), вниз (27.01 %). Остальные чашелистики (67.27 %) уже отсутствовали (опали). Учитывалось положение каждого чашелистика (n = 209) на отдельном плоде (n = 117). Плоды были еще незрелые, зелено-оранжевые.

W. Besser (1822 : 20, 68) отмечал у *R. caryophyllacea* реснитчатость лепестков. Этот признак у среднерусских растений действительно наблюдается. Размеры лепестков у растений из окрестностей дер. Бибиково и с. Хомяково (15 VI 2001) следующие: длина — 11—21 (15.8) мм, максимальная ширина — 9—18 (12.7) мм (см. таблицу).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бузунова И. О. Обзор видов *Rosa* L. (*Rosaceae*) секции *Caninae* DC. подсекции *Rubiginosae* Crép. во флоре европейской части СССР // Новости систематики высших растений. Л., 1991. Т. 28. С. 85—91.

Бузунова И. О. Типификация названий таксонов рода *Rosa* L. (*Rosaceae*), описанных В. Бессером. I. *Rosa caryophyllacea* и *R. terebinthinacea* // Новости систематики высших растений. СПб., 2001а. Т. 33. С. 236—241.

Бузунова И. О. Роза, шиповник — *Rosa* L. // Флора Восточной Европы. СПб., 2001б. Т. 10. С. 329—361.

Голицын С. В. Список высших растений (без мхов) [Центрального Черноземья] // Рукопись 1963 г., 151 с. Место хранения — Архив заповедника «Галичья гора».

Дубовик Д. В., Вынаев Г. В. Rosa L. — Роза, шиповник // Определитель высших растений Беларуси. Минск, 1999. С. 157—163.

Дубовик О. М. Нові відомості про рід *Rosa* L. флори України // Укр. бот. журн. 1989. Т. 46. № 3. С. 21—25.

Дубовик О. Н. Шиповник, роза (шипшина, троянда) — *Rosa* L. // Определитель высших растений Украины. Киев, 1987. С. 171—176.

Камышев Н. С. Флора Центрального Черноземья и ее анализ. Воронеж, 1978. 116 с.

Лоначевский А. Таблица для определения шиповников Европейской России // Русск. бот. журн. 1910. № 3. С. 21—31.

Хржановский В. Г. Розы. Филогения и систематика. М., 1958. 497 с.

Хржановський В. Г. Шипшина — *Rosa* L. // Флора УРСР. Киев, 1954. Т. 6. С. 177—280.

Федченко Б. А., Флеров А. Ф. Флора Европейской России. Иллюстрированный определитель дикорастущих растений Европейской России и Крыма. СПб., 1909. Ч. 2. С. 4, 287—710.

Шмальгаузен И. Шиповники окрестностей Киева // Зап. Киев. общ-ва естествоиспыт. 1892. Т. 12. Вып. 1. С. 1—48.

Шмальгаузен И. Флора Средней и Южной России, Крыма и Северного Кавказа. Киев, 1895. Т. 1. 468 с.

Шмите Д. Х. Дикорастущие и интродуцированные виды рода *Rosa* L. Прибалтики: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Вильнюс, 1988. 18 с.

Юзепчук С. В. Роза (шиповник) — *Rosa* L. // Флора СССР. М.: Л., 1941. Т. 10. С. 431—506.

Ярошенко П. Д. К истории и систематике секции *Caninae* рода *Rosa* // Изв. АН Арм. ССР. Естеств. науки. 1945. № 3. С. 21—39.

Adler W. Rose, *Rosa* // Exkursionsflora von Österreich. Stuttgart; Wien, 1994. S. 427—432.

Besser W. Supplementum IV ad catalogum plantarum in horto botanico gymnasii Volhyniensis Cremeneci cultar. an. 1815. Cremeneci, 1815. 29 p.

Besser W. Enumeratio plantarum hucusque in Volhynia, Podolia, gub. Kiioviensis, Bessarabia cis-tyraica et circa Odessam collectarum ... Vilnae, 1822. VIII, 111 p.

Christ H. Die Rosen der Schweiz mit Berücksichtigung der umliegenden Gebiete Mittel- und Süd-Europás. Basel, etc. 1873. 219 S.

Keller R. Synopsis rosarum spontanearum Europae mediae. Zürich, 1931. 796 p.

Klášterský I. *Rosa* L. // Flora Europaea. Cambridge, 1968. Vol. 2. P. 25—32.

Klášterský I. Subsekce *Rubiginosae* rodu *Rosa* L. Československu // Preslia. 1974. T. 46. N 4. S. 319—332.

Szafer W. Flora Polska. Krakow, 1935. T. 5. 51 s.

SUMMARY

The records of *Rosa caryophyllacea* are reported from the Belgorod, Voronezh, Lipetsk and Tula Regions. Some morphological characters of the species are discussed.

УДК 57.087.1/582.693 Бот. журн., 2005 г., т. 90, № 11

© В. В. Ильинский, А. Б. Шипунов

АНАЛИЗ ИЗМЕНЧИВОСТИ РАЗЛИЧНЫХ ВИДОВ ОЛЬХИ (*ALNUS*, *BETULACEAE*) МЕТОДАМИ КЛАССИЧЕСКОЙ И ГЕОМЕТРИЧЕСКОЙ МОРФОМЕТРИИ

V. V. ILINSKY, A. B. SHIPUNOV. THE ANALYSIS OF THE VARIABILITY OF *ALNUS* SPECIES (*BETULACEAE*) BY CLASSIC AND GEOMETRIC MORPHOMETRICS

Московская гимназия на Юго-Западе № 1543
117571, Москва, ул. 26 Бакинских Комиссаров, д. 3, корп. 5
Факс (095) 434 26 44
E-mail: alnus kolaensis@yahoo.co.uk
Поступила 24.12.2004

Методами многомерного анализа данных проведено сравнение формы и размеров листьев *Alnus incana* s. str., *A. glutinosa*, *A. barbata* и *A. kolaënsis* при помощи классической и геометрической морфометрии. Установлено, что *A. kolaënsis* не следует рассматривать как таксон, обособленный от *A. incana*, а *A. barbata* представляет собой таксон видового ранга, наиболее близкий к *A. glutinosa*. Для описания формы листа методами геометрической морфометрии больше всего подходит разметка на основе концевых точек жилок второго порядка.

Ключевые слова: *Betulaceae*, *Alnus*, классическая и геометрическая морфометрия, систематика.

Род *Alnus* Mill. включает 30—40 видов, распространенных в умеренных широтах Северного полушария (Комаров, 1936; Давидов, 1972; Furlow, 1979; Цвелёв, 2004). Некоторые виды заходят также в Южную Америку, а в Азии доходят до Бенгалии и Северного Вьетнама, но встречаются там только в горах. На севере отдельные виды доходят до лесотундры и тундры, а в горах поднимаются до субальпийского пояса. Большинством систематиков (Черепанов, 1955; Цвелев, 2002) род *Alnus* разделяется на несколько секций, среди которых следует назвать секцию *Al-*

nobetula Koch (часто выделяется в отдельный род *Dushekia* Opiz), секцию *Alnus*, к которой принадлежит, например, ольха клейкая — *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn., и секцию *Proskeimostemon* Czer., которая распространена преимущественно в Европе и включает ольху серую — *A. incana* (L.) Moench. Следует отметить, однако, что данные анализа последовательностей ДНК (Navarro et al., 2003) не полностью согласуются с указанной системой.

Alnus incana — самый распространенный вид ольхи Евразии. Широко известен ее полиморфизм, причем существуют формы, которые часто считают отдельными видами, например *Alnus kolaënsis* Orlova (Орлова, 1954), произрастающая на юго-востоке Фенноскандии, в Норвегии, на Кольском п-ове и Карельском берегу Белого моря. Систематики по-разному оценивают статус кольской ольхи. Так, Н. И. Орлова (1954), М. Л. Раменская и В. Н. Андреева (1982) считают ее отдельным видом; А. К. Скворцов (1959) и Ö. Nilsson (2000) — подвидом *A. incana*; многие авторы (Walters, 1993; Соколов, Филин, 1996) вовсе не выделяют этот таксон; а Н. Н. Цвелёв (2002, 2004) предполагает ее гибридное происхождение от скрещивания ольхи серой и клейкой, хотя в этом случае неясны ее взаимоотношения с давно описанным гибридом *A.* × *pubescens* Tausch. Со своей стороны, Ö. Nilsson (2000) рассматривает *A.* × *pubescens* и *A. kolaënsis* как отдельные формы. Дело осложняется тем, что в настоящее время на большей части ареала ольхи кольской не встречается один из предполагаемых «родителей» — *A. glutinosa*. Наконец, Е. В. Банаев и М. А. Шемберг (2000) считают, что некоторые экземпляры сибирской *A. hirsuta* (Spach) Turcz. ex Rupr. неотличимы от *A. kolaënsis*. Подобные формы свойственны и *A. glutinosa*, например, произрастающая на Кавказе ольха бородатая (*A. barbata* C. A. Mey.), таксономический статус которой рассматривают от подвида до вида (Черепанов, 1995). Основные отличия этих форм ольхи указаны в табл. 1, составленной на основе литературных данных.

К сожалению, подробный таксономический анализ вышеназванных форм до сих пор не проводился. Для такого анализа можно использовать данные кариологические и классической морфометрии (Банаев, Шемберг, 2000), анализ последовательностей ДНК (King et al., 1998; Navarro et al., 2003), а также достаточно новый метод, появившийся в 1990-х годах — геометрическую морфометрию (Павлинов, Микешина, 2002), который хорошо зарекомендовал себя при изучении таксономического разнообразия сложных групп, включающих таксоны гибридного происхождения (Jensen et al., 2002; Shipunov, Bateman, 2005).

Для сравнения различных видов ольхи Е. В. Банаев и М. А. Шемберг (2000) применяли методы классической морфометрии, причем из 17 исследованных характеристик 11 являлись характеристиками листовой пластинки, которые, по мнению авторов, имеют большое таксономическое значение. В этой связи мы поставили задачу провести морфологический анализ признаков листьев видов ольхи Европейской России для того, чтобы оценить морфологическое разнообразие и возможные таксономические отношения, а также сравнить результаты, полученные методами классической и геометрической морфометрии.

Материалы и методы

Сбор материала проводили в 2002—2004 гг. в Удомельском и Вышневолоцком районах Тверской обл. на биостанции Молдино; в Лоухском р-не республики Карелия; на Соловецких островах Белого моря; в западном Закавказье (район Большого Сочи); ботанических садах Москвы и Лондона. Кроме того, изучены

ТАБЛИЦА 1

Основные морфологические признаки видов и форм ольхи, упоминаемых в статье

Вид	*Alnus barbata*	*Alnus cordata*	*Alnus glutinosa*	*Alnus incana*
Жизненная форма	Высокое дерево	Дерево до 9—15 м	Дерево 20—35 м, реже куст	Дерево до 20—30 м или куст
Почки	На ножке 2—7 мм, с 2 чешуями, клейкие	На ножке 1—7 мм, с 2—4 чешуями, голые	На ножке 2—7 мм, с 2 чешуями, клейкие	На ножке 1—4 мм, с 2 чешуями, голые или опушенные
Молодые побеги	Железистые, кора коричневая	Железистые, кора блестящая, коричневатая	Железистые, кора зеленовато- или красно-коричневая	Опушенные до войлочного опушения, кора серо-коричневая
Размер листьев	6—10 см дл. и 5—8 см шир.	2—12 см дл.	4—10 см дл. и 2.5—8.5 см шир.	(2.5)3.5—9 см дл. и (2.5)3.2—6 см шир.
Форма листьев	Овальные или более вытянутые, с округлым основанием и притупленной, иногда выемчатой верхушкой	Овальные, с сердцевидным основанием и оттянутой тупоконечной верхушкой	Обратно-яйцевидные, реже овальные, с округлым основанием и выемчатой верхушкой	Овально-ланцетная до округлой, основание округлое, верхушка заостренная
Форма края листа	Городчато-пильчатый	Редко- и мелко-зубчатый	Городчато-пильчатый	Дважды-пильчатый
Нижняя сторона листа	Светло-зеленая, опушенная в углах жилок и по жилкам	Бледно-зеленая, голая (у молодых листьев пучки волосков в углах жилок)	Зеленоватая, с редкими волосками по жилкам	Серо-зеленая, опушенная
Количество жилок	5—7(9)	От 5 до 8	5—7(9)	(5)7—11(13)
Зрелые соплодия	6—8 мм шир. и 16—20 мм дл.	10—15 мм шир. и 25—30 мм дл.	(8)10—12 мм шир. и (7)9—14(17) мм дл., на ножках до 20 мм	10—17 мм дл. и 8—12 мм шир., сидячие или на ножках до 6 мм
Орешек	Округлый, 2.5—4 мм дл. и 2.2—3.2 мм шир., крыло 0.3—1.2 мм шир.	С крылом	Округлый, 2.5—4 мм дл. и 2.2—3.2 мм шир., крыло 0.3—1.2 мм шир.	Эллиптический, 3—4.5 мм шир. и 2—3.8(4) мм дл., крыло 0.5—1.5 мм шир.

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Вид	*Alnus incana* var. *argentata*	*Alnus kolaënsis*	*Alnus* × *pubescens*	*Alnus viridis*
Жизненная форма	Дерево или куст	Куст или дерево до 8 м	Дерево или куст	Куст до 3—4 м
Почки	На ножке 1—4 мм, с 2 чешуями, голые или опушенные	На ножке 1—4 мм, с 2 чешуями, голые	Промежуточные между *A. incana* и *A. glutinosa*	Почти сидячие, с 3—6 черепитчатыми чешуями
Молодые побеги	Опушенные до войлочного опушения, кора темно-серая	Опушенные, кора красновато-коричневая или желтоватая	Опушенные	Железистые, кора зеленая или красновато-коричневая
Размер листьев	5.5—7.5(9) см дл. и 4.5—6(8) см шир.	3—5(6) см дл. и 2.7—5 см шир.	Более 6 см дл.	2—7 см дл. и 2—4.5 см шир.
Форма листьев	В основном овальные, с округлым основанием и тупой или заостренной верхушкой	Овальные или яйцевидные, основание округлое, верхушка обычно тупая	Овальные, основание округлое, верхушка коротко заостренная	Овальные, основание клиновидное, верхушка треугольная
Форма края листа	Дважды-пильчатый с крупными зубцами	Дважды-пильчатый	Городчато-пильчатый	Слабозубчатый
Нижняя сторона листа	Серо-зеленая, густо опушенная	Серо-зеленые, по жилкам опушенные	Сероватая, опушенная в углах жилок и по жилкам	Зеленая, у молодых листьев клейкая
Количество жилок	(5)7—11(13)	(5)6—8	От 5 до 11	От 4 до 8
Зрелые соплодия	10—17 мм дл. и 8—12 мм шир., сидячие или на ножках до 6 мм	До 10 мм шир.	10—17 мм дл. и 8—12 мм шир., на коротких ножках	8—15 мм дл. и 3—5 мм шир., на ножках до 24 мм
Орешек	Эллиптический, 3—4.5 мм шир. и 2—3.8(4) мм дл., крыло 0.5—1.5 мм шир.	Эллиптический, крыло 1—1.5 мм шир.	Промежуточный между *A. incana* и *A. glutinosa*	Орешек с пленчатым крылом

гербарные коллекции Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова (МГУ) (MW), Гербария Главного Ботанического сада им. Н. В. Цицина (ГБС) РАН (MHA) и Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE). Всего было исследовано 785 образцов из 171 местообитания. Для измерений с каждого растения выбирался наибольший лист листовой серии удлиненного побега текущего года. Были сделаны промеры: длины и ширины листовой пластинки, расстояния от ее основания до положения наибольшей ширины, количества жилок первого порядка с левой стороны листа, размера наибольшего зубца первого порядка (рис. 1), а также опушение листа и побега по 3-балльной шкале. Изображения всех измеренных листьев (или только их контуры с отметками мест выхода жилок) были переведены в цифровой вид при помощи планшетного сканера (разрешение 200 dpi, масштаб 100 %) и сохранены в файлах графических форматов PCX или PNG (для отсканированных контуров) или JPEG (для отсканированных листьев).

Для характеристики формы листа мы использовали подход, связанный с расстановкой так называемых меток («landmarks», Павлинов, Микешина, 2002; Adams et al., 2003). Выбор соответствующих точек оказался непростой задачей, поскольку листья геометрически довольно однородны и лишь верхушка и основание листа хорошо подходят на роль меток. 3 меток, конечно, совершенно недостаточно, и для расстановки большего числа меток мы применяли два различных подхода. Во-первых, мы ставили 8 меток в точках наибольшей кривизны контура листа, считая основание и верхушку (рис. 1). Метки, полученные таким образом, хорошо характеризуют форму листа, однако нельзя утверждать с уверенностью, что они гомологичны для разных листьев; речь может идти лишь о «геометрической гомологии»

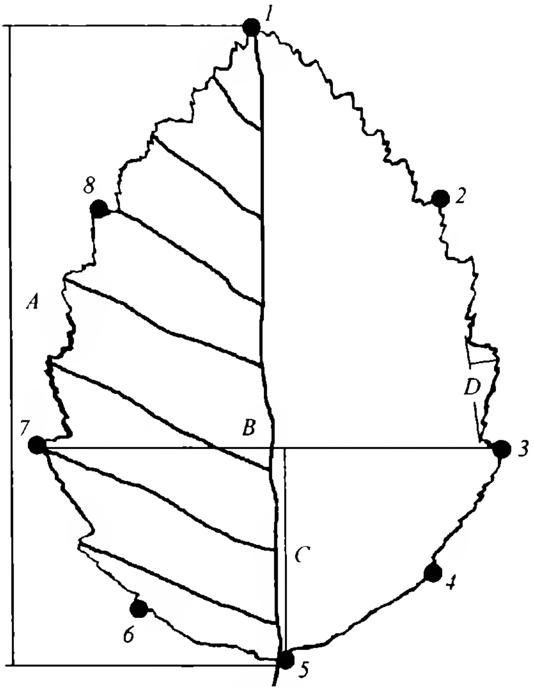


Рис. 1. Основные морфологические измерения и правила расстановки меток (8 точек).
A — длина листа, *B* — ширина листа, *C* — расстояние от черешка до наибольшей ширины листа, *D* — длина зубца первого порядка.

(Павлинов, Микешина, 2002). Другой подход состоял в расстановке 12 меток: на пересечениях первых 5 пар (считая от основания листа) жилок первого порядка с контуром листа, а также у основания и верхушки листа. Такой подход к описанию формы листа впервые предложен R. Jensen с соавторами (2002), однако, насколько нам известно, еще ни разу не использовался. 12 меток также неплохо характеризуют форму листа, но если лист имеет больше 5 пар жилок, то верхняя половина листа оказывается «свободной» от меток, что снижает точность описания формы. Таким образом, оба метода расстановки меток имеют свои преимущества и недостатки.

Координаты точек снимали с изображений и записывали в файл данных при помощи экранного дигитайзера tpsDig (Rohlf, 2004a). Исходные координаты экземпляров нормировали относительно так называемой эталонной (усредненной, или консенсусной) конфигурации при помощи прокрустова наложения. Координаты эталонной конфигурации, а также значения главных, относительных и частных трансформаций, характеризующие меру отличия образца от эталона, вычисляли при помощи программы tpsRelw (Rohlf, 2004b). Редактирование и конвертирование файлов данных производили при помощи вспомогательной программы tpsUtil (Rohlf, 2004c).

Для анализа данных классической морфометрии, а также для обработки выходных данных программы tpsRelw мы применяли многомерные статистические методы, такие как анализ главных компонент, кластерный и дискриминантный анализ. Последний вид анализа использовался нами для сравнения различных классификаций исходных форм. Для этого вычислялись так называемые «ошибки классификации» (misclassification errors), которые являются мерой несоответствия между заранее заданной классификацией и распределением форм по группам, полученным в результате анализа данных. Для всех статистических расчетов использовалась компьютерная статистическая среда R (R Development..., 2004).

Поскольку нас преимущественно интересовали взаимоотношения 2 относительно далеких друг от друга форм — *A. kolaënsis* и *A. barbata*, чем с близкими видами, все образцы были разделены на 2 пересекающиеся группы, в каждой из которых все перечисленные этапы анализа производились независимо. В состав первой группы вошли природные и гербарные образцы *A. incana* (только из центральной и северной России), [*A. incana* var. *argentata* Norrl. (= *A. argentata* (Norrl.)) Tzvel.], [*A.* × *pubescens*], *A. kolaënsis* (= *A. incana* subsp. *kolaënsis* (Orlova) A. Love et D. Love, = *A. incana* var. *virescens* Wahlenb.), *A. glutinosa* (только из центральной и северной России), [*A. viridis* (Chaix) DC.] и [*A. cordata* Loisel.]. Виды, названия которых заключены в квадратные скобки, не вошли в анализ с использованием 12 меток. Последние 2 вида (относящиеся к секции *Alnobetula*) были взяты в качестве «якорных точек», которые позволяют оценить таксономическое значение возможных различий. В состав второй группы вошли природные и гербарные образцы *A. incana* (только из центральной и южной России), *A. barbata* C. A. Mey., *A. glutinosa* (только из центральной и южной России), [*A.* × *pubescens*], [*A. viridis*] и [*A. cordata*].

Результаты и обсуждение

Alnus kolaënsis и близкие виды

Анализ главных компонент для данных классической морфологии показывает высокую полиморфность изученных групп ольхи по признакам листа. Вместе с тем на графике двух первых компонент (рис. 2) можно увидеть определенную структу-

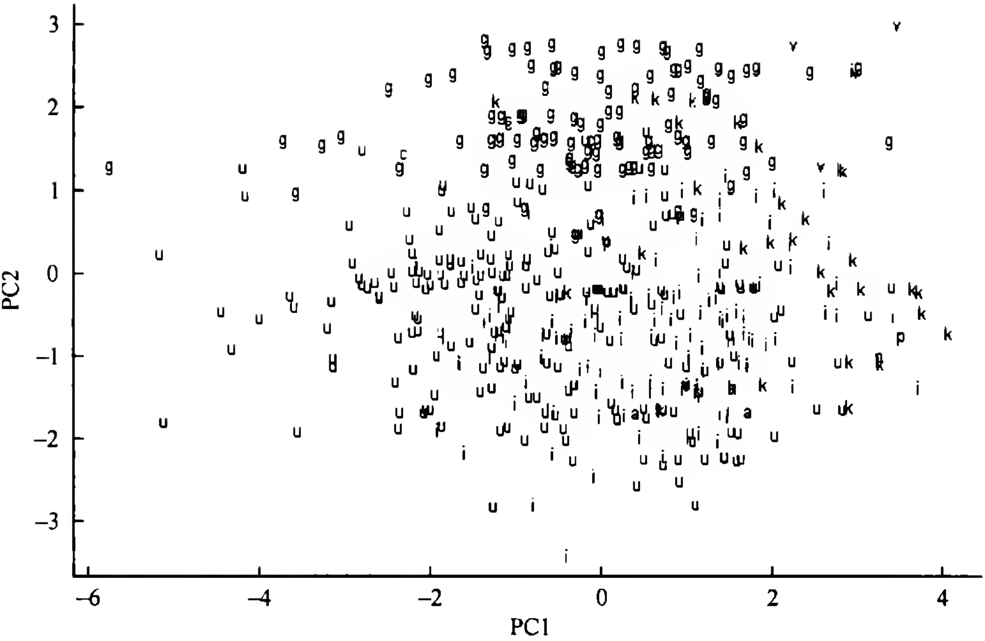


Рис. 2. Распределение исследованных растений (формы, близкие к *A. kolaënsis*) на плоскости первой (абсцисса) и второй (ордината) главных компонент для шкалированных морфологических данных.

Здесь и на рис. 3 и 4 буквами латинского алфавита обозначена видовая принадлежность образцов: a — *A. incana* var. *argentata*, c — *A. cordata*, g — *A. glutinosa*, i — *A. incana*, k — *A. kolaënsis*, p — *A.* × *pubescens*, u — образцы *A. incana* s. l. из природных популяций Северной Карелии и Соловецких островов, v — *A. viridis*.

ру. Прежде всего хорошо выделяются три «облака», соответствующие *A. glutinosa*. *A. viridis* и формам, близким к *A. incana*. Последняя группа не имеет четкой структуры, образцы из природных популяций Карелии значительно перекрываются с гербарными образцами *A. kolaënsis* и образцами *A. incana*. Гибриды *A.* × *pubescens* также находятся внутри этого «облака». Некоторые образцы *A. kolaënsis* «проникают» внутрь *A. glutinosa*. Парадоксально, что великолепно отличающаяся по форме листьев *A. cordata* не занимает обособленного положения на графике, а располагается внутри «облака» *A. glutinosa*.

На графике первых двух компонент для данных геометрической морфометрии по 8 меткам мы видим 3 очень четких «облака» (рис. 3). Первое образовано *A. glutinosa*, второе образовано формами, близкими к *A. incana*, а третье — образцами *A. cordata*. Внутри второго «облака» наблюдается сильное перекрытие всех форм. Многие образцы *A. kolaënsis* занимают периферийное положение, в основном ближе к *A. glutinosa*. Этот тип анализа не привел к выделению отдельного «облака» для *A. viridis*.

В анализе данных геометрической морфометрии по 12 меткам второй и третий компоненты имеют приблизительно равные вклады, причем наиболее четкое распределение форм наблюдается на графике первой и третьей компонент (рис. 4). Хорошо заметны «облака» для *A. glutinosa* и форм, близких к *A. incana*. Некоторые образцы из природных популяций Карелии и *A. kolaënsis* занимают периферическое положение во второй группе, а в некоторых случаях даже попадают внутрь группы *A. glutinosa*.

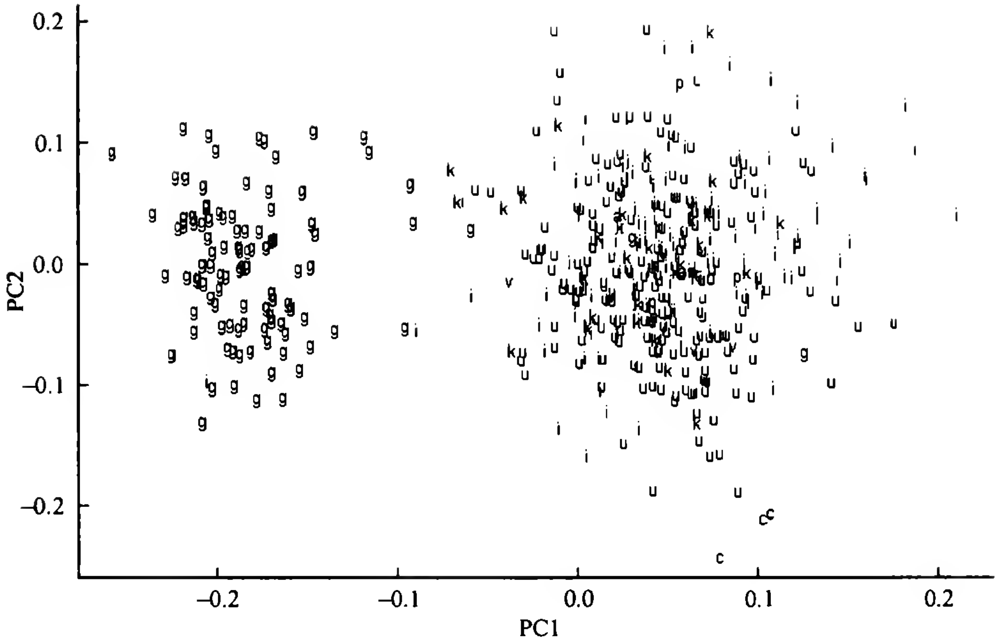


Рис. 3. Распределение исследованных растений (формы, близкие к *A. incana*) на плоскости первой (абсцисса) и второй (ордината) главных компонент для частных деформаций (8 точек).

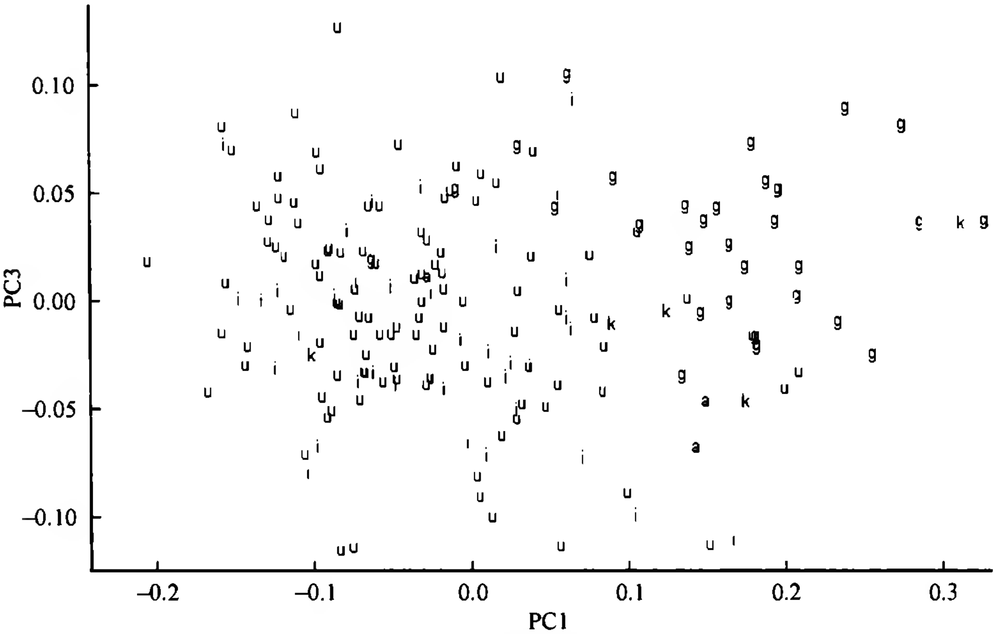


Рис. 4. Распределение исследованных растений (формы, близкие к *A. incana*) на плоскости первой (абсцисса) и третьей (ордината) главных компонент для частных деформаций (12 точек).

ТАБЛИЦА 2

Классификационные гипотезы для форм, близких к *A. kolaënsis*, и результаты дискриминантного анализа, основанного на этих гипотезах

Гипотеза	Средний процент ошибок классификации	
	геометрическая морфометрия, %	классическая морфометрия, %
Alnus kolaënsis, *A. incana* s. str., *A. incana* var. *argentata* и формы из Северной Карелии — отдельные группы	26.3	48.8
То же, но формы из Северной Карелии принадлежат к *A. kolaënsis*	22.4	39.8
То же, но формы из Северной Карелии принадлежат к *A. incana* s. str.	20.5	47.6
Все перечисленные формы принадлежат к одной группе	3.7	31.1

Для сравнения классификаций были выбраны четыре гипотезы (табл. 2), которые отражают различные подходы к таксономической принадлежности образцов из Северной Карелии и к самостоятельности *A. kolaënsis*. Налицо значительное снижение ошибок классификации в случае принятия четвертой гипотезы.

Многомерный анализ данных классической морфометрии свидетельствует о том, что формы, близкие к *A. incana*, не обнаруживают обособленности ни друг от друга, ни от *A. incana* s. str. Лишь гербарные образцы *A. kolaënsis* несколько обособлены от остальных форм, хотя и здесь нельзя провеети четкой границы между ними и природными образцами из Карелии. Это и неудивительно, поскольку *A. kolaënsis* выделялась преимущественно по размерным признакам листьев. Наши личные наблюдения показывают, что листья, сходные с «типичной» *A. kolaënsis*. можно найти как на укороченных побегах, так и на угнетенных удлиненных побегах *A. incana* из Северной Карелии. Некоторые формы, в особенности растущие по окраинам сфагновых болот, имеют листья в основном «*kolaënsis*-типа». Все это может свидетельствовать об экологической приуроченности мелколистных форм. Близость обоих образцов *A.* × *pubescens* к *A. kolaënsis* не позволяет на основании размерных данных отбрасывать гипотезу о гибридном происхождении *A. kolaënsis*. Неспособность данного анализа выделить *A. cordata* показывает различие между классической и геометрической морфометрией: в то время как *A. cordata* легко выделяется по форме листа (см. следующий анализ), размерные признаки листа этого вида не отличают ее от *A. glutinosa*.

Резкое различие между *A. glutinosa* и всеми остальными формами в анализе по 8 точкам объясняется, на наш взгляд, не только большей информативностью признаков геометрической морфометрии, но и типом постановки меток, при котором 2-я и 8-я точки для большинства образцов ольхи клейкой были сильно смещены к верхушке за счет наличия выемки. Таким образом, «левая» группа на графике маркирует листья с выемкой. Периферийное положение многих образцов *A. kolaënsis* свидетельствует об отклонениях формы листа по сравнению с типичными *A. incana*. *Alnus viridis* не отличается принципиально по форме листа от *A. incana*. а образцы *A.* × *pubescens* не группируются с *A. kolaënsis*: таким образом, сходство между этими формами лишь размерное. *Alnus incana* var. *argentata* не отличается от типичных *A. incana* ни в одном из типов анализа.

Анализ с использованием 12 точек в общем соответствует предыдущему, но разница между группами выражена менее резко за счет того, что данный метод не учитывает выемку на верхушке листа. Таким образом, разница между первым и вторым анализом возникла не только за счет того, что классическая морфометрия не учитывает наличие выемки; очевидно, что форма листа в целом позволяет более четко распределить образцы по группам.

Результаты дискриминантного анализа свидетельствуют о том, что для анализируемых данных лучше всего принять гипотезу о единстве всех форм, близких к *A. incana*. Об этом же говорит и сравнение с «якорными точками»: ни в одном случае различия между формами *A. incana* не велики так, как велики они между «нормальными» видами. Наконец, анализ показывает, что образцы из Северной Карелии и с Соловецких островов также должны быть отнесены к A. *incana*.

Alnus barbata и близкие виды

Анализ главных компонент для данных классической морфометрии показывает четкую структуру (рис. 5). Видны 3 обширные группы: *A. incana*, *A. glutinosa* и *A. barbata*. *Alnus viridis* (в отличие от *A. cordata*) образует более или менее четкую группу в верхнем левом углу графика. Интересно, что в отсутствие других форм *A. incana* 2 образца *A.* × *pubescens* группируются вместе и достаточно далеко от *A. barbata*.

В анализе данных геометрической морфометрии по 8 меткам вторая и третья компоненты имеют приблизительно равные вклады, причем наиболее четкое распределение форм наблюдается на графике первой и третьей компонент (рис. 6). Видны два резко отличающихся «облака», причем образцы *A. barbata* находятся преимущественно среди *A. incana*, хотя некоторые формы попали к *A. glutinosa*.

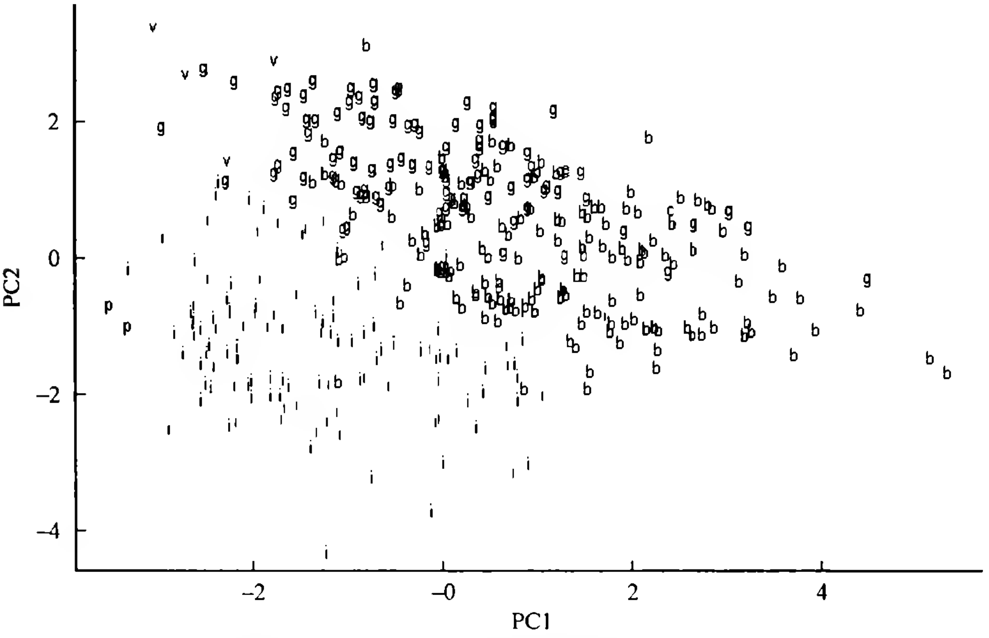


Рис. 5. Распределение исследованных растений (формы, близкие к *A. barbata*) на плоскости первой (абсцисса) и второй (ордината) главиых компонент для шкалированных морфологических данных.

Здесь и на рис. 6 и 7 буквами латинского алфавита обозначена видовая принадлежность образцов: b — *Alnus barbata*, c — *A. cordata*, g — *A. glutinosa*, i — *A. incana*, p — *A.* × *pubescens*, v — *A. viridis*.

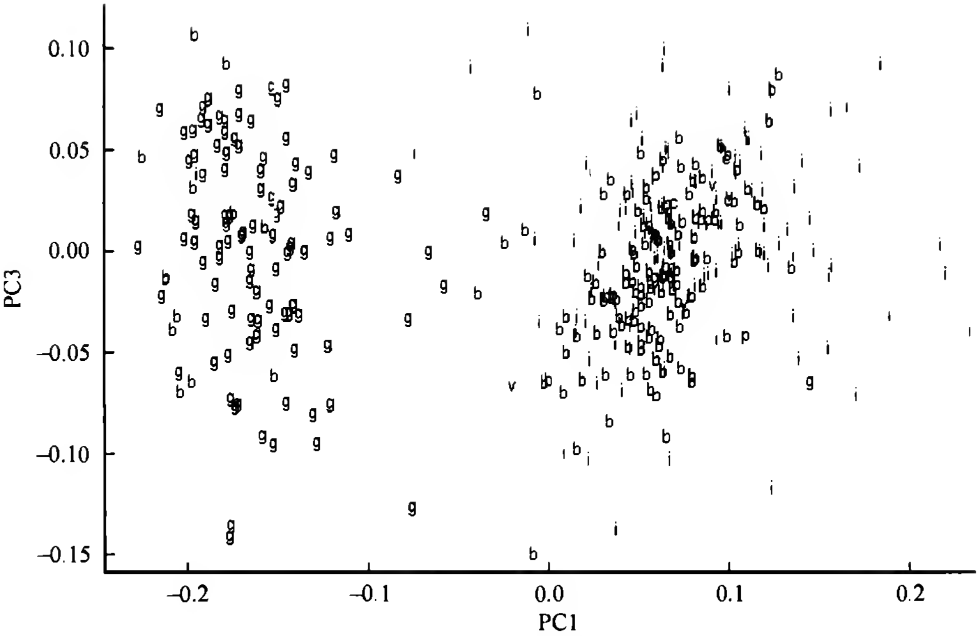


Рис. 6. Распределение исследованных растений (формы, близкие к *A. barbata*) на плоскости первой (абсцисса) и третьей (ордината) главных компонент для частных деформаций (8 точек).

Все прочие формы (в том числе *A. viridis* и *A. cordata*) не занимают обособленного положения.

На графике первых двух компонент для данных геометрической морфометрии по 12 меткам (рис. 7) структура выражена значительно меньше, причем в этом случае образцы *A. barbata* не перекрываются с *A. incana* и занимают более или менее промежуточное положение между этим последним видом и *A. glutinosa* (со значительным перекрытием).

Для сравнения классификаций были выбраны 3 гипотезы (табл. 3). Характерно увеличение ошибок классификации при принятии любой гипотезы, объединяющей *A. barbata* с другими видами.

Обращает на себя внимание различие между всеми тремя видами анализа для этой группы: в то время как анализ признаков классической морфометрии выделяет *A. barbata* в отдельное «облако», методы геометрической морфометрии сближают ее с *A. incana* (8 точек) или с *A. glutinosa* (12 точек). Видно, что в данном случае классическая морфометрия несколько лучше отражает разнообразие исходных данных (об этом свидетельствуют и данные дискриминантного анализа), а на данные, полученные в анализе по 8 точкам, влияет наличие или отсутствие выемки у листьев *A. barbata* (возможны оба варианта, что и приводит к «миграции» части образцов в группу *A. glutinosa*). Данные по 12 точкам свидетельствуют о том, что по форме листа *A. barbata* ближе всего к *A. glutinosa*; об этом говорят и другие признаки этих видов (табл. 2).

Дискриминантный анализ дает довольно неожиданный результат: процент ошибок классификации при уменьшении числа групп возрастает. Возрастание процента ошибок однозначно говорит за принятие такой таксономической гипотезы, в которой все три группы рассматриваются как отдельные таксоны. К сожалению, провести сравнение с остальными видами не удается, поскольку «якорные» группы

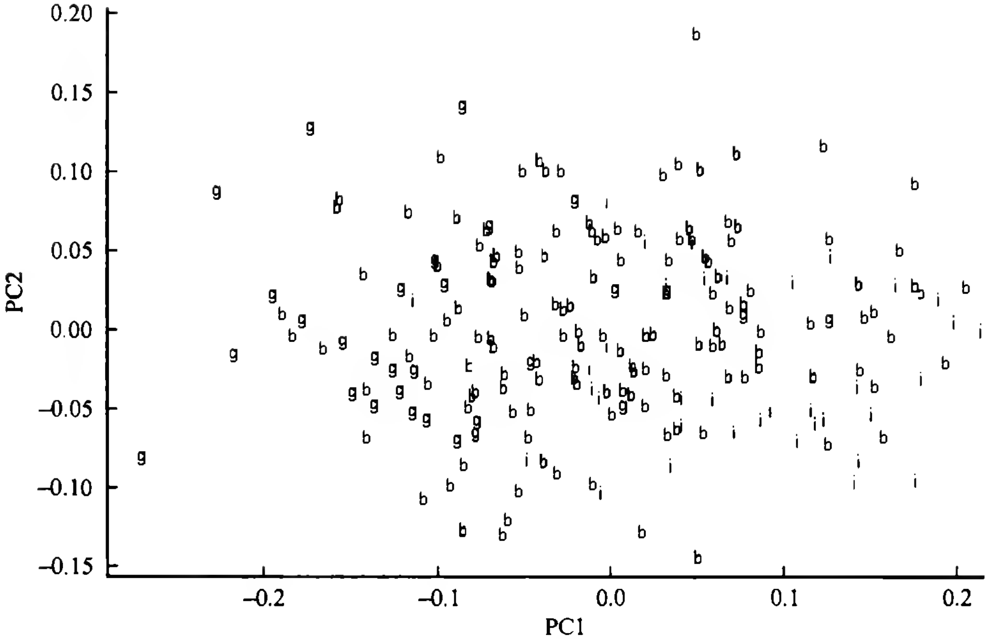


Рис. 7. Распределение исследованных растений (формы, близкие к *A. barbata*) на плоскости первой (абсцисса) и второй (ордината) главных компонент для частных деформаций (12 точек).

ни в одном из случаев четко не выделяются. В общем наши данные говорят о том, что *A. barbata* — отдельный таксон видового ранга. Следует отметить также, что наиболее близким таксоном к *A. barbata* является *A. glutinosa*, причем вряд ли можно говорить о гибридной природе первого таксона.

Выводы

Полученные результаты свидетельствуют в пользу того, чтобы рассматривать *A. kolaënsis* в составе *A. incana* (как разновидность или даже как экологическую форму), а *A. barbata* — как отдельный вид, близкий к *A. glutinosa*.

Наши данные показывают также, что результаты анализа, полученные методами геометрической и классической морфометрии, могут значительно различаться. Эта ситуация отличается от наблюдавшейся при анализе формы губы цветка *Dacty-*

ТАБЛИЦА 3

Классификационные гипотезы для форм, близких к *A. barbata*, и результаты дискриминантного анализа, основанного на этих гипотезах

Гипотеза	Средний процент ошибок классификации	
	геометрическая морфометрия, %	классическая морфометрия, %
Alnus barbata отличается от *A. glutinosa* и *A. incana*	15.6	9.2
Alnus barbata и *A. incana* относятся к одной группе	17	13.9
Alnus barbata и *A. glutinosa* относятся к одной группе	17	19.6

lorhiza (Shipunov, Bateman, 2005) и листьев *Acer* (Jensen et al., 2002). Текст Мантеля, проведенный нами для выяснения соответствия (корреляции) между методами классической и геометрической морфометрии, свидетельствует о незначительном соответствии (r = 0.1008, p = 0.01, 1000 репликаций). По-видимому, различия состоят не только в способности или неспособности отразить характерный признак наличия выемки, но значат также, что классическая и геометрическая морфометрия описывают существенно различающиеся аспекты морфологии листьев ольхи. Таким образом, эти 2 типа данных могут использоваться совместно. Что же касается различных способов размещения меток, то наш анализ свидетельствует о преимуществах подхода с использованием концевых точек жилок второго порядка (метод 12 точек).

Благодарности

Сбор большей части данных проводился в рамках биологических практик Московской гимназии на Юго-Западе № 1543. Мы благодарим всех участников и руководителей практик за помощь, оказанную нам в сборе и подготовке материала, а также выражаем благодарность сотрудникам Гербариев МГУ (MW), ГБС (MHA) и БИН РАН (LE) за содействие в работе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Банаев Е. В., Шемберг М. А. Ольха в Сибири и на Дальнем Востоке России // Новосибирск, 2000. 100 с.

Давидов М. В. Лесоводственно-биологическая характеристика ольхи // М., 1972. С. 4—13.

Комаров В. Л. Ольха — *Alnus* Gaertn. // Флора СССР. М.; Л., 1936. Т. 5. С. 306—319.

Орлова Н. И. Новый вид ольхи с Кольского полуострова // Ботан. Матер. Гербария. Бот. инст. АН СССР. 1954. Т. 16. С. 70—75.

Павлинов И. Я., Микешина Н. Г. Принципы и методы геометрической морфометрии // Журн. общ. биол. 2002. Т. 63. № 6. С. 473—493.

Раменская М. Л., Андреева В. Н. Alnus Mill. — Ольха // Определитель высших растений Мурманской области и Карелии. Л., 1982. С. 169—170.

Скворцов А. К. Новые флористические находки в районе Денежкина Камня (Северный Урал) // Ботан. матер. Гербария Бот. инст. АН СССР. 1959. Т. 19. С. 558—571.

Соколов Д. Д., Филин В. Р. Alnus Mill. — Ольха // Определитель сосудистых растений окрестностей ББС МГУ. М., 1996. С. 76.

Цвелёв Н. Н. О родах *Betula* L. и *Alnus* Mill. (*Betulaceae*) в Восточной Европе // Новости систематики высших растений. СПб., 2002. Т. 34. С. 47—70.

Цвелёв Н. Н. Ольха — *Alnus* Mill. // Флора Восточной Европы. Т. 11. СПб., 2004. С. 87—90.

Черепанов С. К. Система рода *Alnus* Mill. s. str. и близких к нему родов // Ботан. матер. Гербария. Бот. инст. АН СССР. М.; Л., 1955. Т. 17. С. 91—105.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1955. 990 с.

Adams D. C., Rohlf F. J., Slice D. E. Geometric morphometrics: ten years of progress following the «revolution». Ecology and Evolution, SUNY at Stony Brook. 2002.

Furlow J. J. The systematic of American species of *Alnus* (*Betulaceae*) // Rhodora. Vol. 81. N 825. 1979. P. 1—69.

Jensen R. J., Ciofani K. M., Miramontes L. C. Lines, outlines and landmarks: morphometric analyses of leaves of *Acer rubrum*, *Acer saccharinum* (*Aceraceae*) and their hybrid // Taxon. 2002. Vol. 51. N 3. P. 475—492.

King A. R., Ferris C. Chloroplast DNA phylogeography of *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. // Molecular ecology. 1998. Vol. 7. P. 1151—1161.

Navarro E., Bousquet J., Moiroud A., Munive A., Piou D., Normand Ph. Molecular phylogeny of *Alnus* (*Betulaceae*), inferred from nuclear ribosomal DNA ITS sequences // Plant and Soil. 2003. Vol. 245. P. 207—217.

Nilsson Ö. Alnus Mill. // Flora Nordica. Stokholm, 2000. Vol. 1. P. 203—208.

R Development Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. 2004.

Rohlf F. J. tpsDig. N. Y.: State Univ. at Stony Brook. Version 1.40. 2004a.[Electronic resource]. Mode of access: http://life.bio.sunysb.edu/morph.

Rohlf F. J. tpsRelw: relative warps. N. Y.: State Univ. at Stony Brook. Version 1.39. 2004b. [Electronic resource]. Mode of access: http://life.bio.sunysb.edu/morph.

Rohlf F. J. tpsUtil — TPS utility program. N. Y.: State Univ. at Stony Brook. Version 1.40. 2004c.[Electronic resource]. Mode of access: http://life.bio.sunysb.edu/morph.

Shipunov A. B., *Bateman R. M.* Geometric morphometrics as a tool for understanding *Dactylorhiza* (*Orchidaceae*) diversity in European Russia // Biol. J. Linn. Soc. 2005. Vol. 85. P. 1—12.

Walters S. M. *Alnus* Mill. // Flora Europaea. 2nd ed. Cambridge, 1993. Vol. 1. P. 68—70.

SUMMARY

Alder forms on the border of the range, namely *Alnus kolaënsis* Orlova (Kola Peninsula and nearby Northern Karelia) and *A. barbata* C. A. Mey. (Caucasus) are considered by some researchers as separate species, and by others as subspecies of *A. incana* and *A. glutinosa* respectively, or even as hybrids between these two species. We have checked mentioned hypotheses using multivariate methods based on classic morphometrics data and two variants of geometric morphometrics of alder leaf. *A. «kolaënsis»* proved to be most probably a variety or an ecological form of *A. incana*. On the contrary, *A. barbata* must be considered as a separate species. Our data have shown that the results of geometric morphometrics and classic morphometrics can be significantly different. The most productive way of placing the landmarks on the leaf is (in our case) to mark the end-points of the secondary veins.

УДК 582.715 : 581.48 + 581.8(571.6)

Бот. журн., 2005 г., т. 90, № 11

© **М. Н. Колдаева, С. Б. Гончарова**

МОРФОЛОГО-АНАТОМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СЕМЯН ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ПОДСЕМЕЙСТВА *SEDOIDEAE* (*CRASSULACEAE*) ФЛОРЫ РОССИЙСКОГО ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

M. N. KOLDAEVA, S. B. GONTCHAROVA. MORPHOLOGICAL AND ANATOMICAL CHARACTERS OF THE SEEDS OF *SEDOIDEAE* SPECIES (*CRASSULACEAE*) OF THE RUSSIAN FAR EAST

Ботанический сад-институт ДВО РАН
690024, Владивосток, ул. Маковского, 142
Факс (4232) 38-80-41, тел. (4232) 38-88-20
E-mail: flora@bgi.dvo.ru
Поступила 22.03.2005

Исследованы морфолого-анатомические особенности семян 6 дальневосточных представителей подсем. *Sedoideae* из родов *Hylotelephium* и *Aizopsis* (*Aizopsis aizoon*, *A. maximowiczii*, *A. middendorfiana* subsp. *sichotensis*, *A. selskiana*, *Hylotelephium ussuriense*, *H. pallescens*). Определены типы скульптуры семенной кожуры — продольноребристый, разделенный на 2 подтипа, — широкоребристый, характерный для *Aizopsis aizoon*, *A. maximowiczii*, *A. middendorfiana* subsp. *sichotensis*, и узкоребристый — для *H. ussuriense*, сетчатый (reticulate) (*H. pallescens*) и многобугорчатый (multipapillate) (*A. selskiana*). Показаны стабильность признаков скульптуры тесты и их значимость при использовании для целей систематики. Подтверждена правильность выделения монотипной секции *Villosae* (Boriss.) S. Gontch. и переноса *H. ussuriense* из серии *Hylotelephium* в серию *Sieboldia* H. Ohba.

Ключевые слова: анатомия, морфология, семена, систематика, *Aizopsis*, *Hylotelephium*, подсемейство *Sedoideae*, российский Дальний Восток.

Подсем. очитковых (*Sedoideae* Berger) известно своим полиморфизмом и сложностью идентификации видов. Основываясь на традиционных морфологических признаках, особенно при работе с гербарием, не всегда удается достоверно определить вид. Использование морфолого-анатомических особенностей семян часто позволяет четко различить спорные виды (Bouman, Delange, 1982; Moret et al., 1990, и др.).

Описания семян очитковых обычно приводятся в качестве иллюстраций к морфологическим характеристикам видов. Первые подробные описания морфологии семян большого числа среднеевропейских видов очитковых сделаны H. Fröderström (1930—1936), который использовал признаки скульптуры поверхности при разделении видов на секции и серии. Особенности морфологии поверхности семян были указаны и в других работах: по североамериканским видам — R. Clausen (1984), североафриканским — R. Maire, средиземноморским — R. D. Meikle (см.: Hart, Berendsen, 1980).

Использование методов электронной микроскопии при исследовании архитектуры поверхности семян представителей подсем. *Sedoideae* показало разнообразие признаков морфологии семенной кожуры и их видоспецифичность (Hart, Berendsen, 1980; Knapp, 1994). Изучено формирование скульптуры семенной кожуры от семязачатка до зрелого семени у 40 европейских и 5 азиатских видов (Hart, Berendsen, 1980). Выделены 3 различных типа орнаментации тесты: однобугорковый (unipapillate), двубугорковый (bipapillate) и многобугорковый (multipapillate) с подтипами и вариантами.

Скульптура экзотесты 225 представителей сем. *Crassulaceae* DC. в объеме 31 рода была исследована U. Knapp (1994). Автор построил следующую морфологическую классификацию моделей поверхности семян: лестничная модель (Leitermodel или Kalanchoë-тип) с 7 подмоделями и 3 вариантами; сотовая модель (Wabenmodell или Echeveria-тип) с 5 подмоделями и 2 вариантами; мозаичная модель (Puzzle-Modell или Crassula-тип) также с 5 подмоделями и 2 вариантами и бородавчатая модель (Warzenmodell или Umbilicus-тип) с 2 вариантами. У исследованных видов подсем. *Sedoideae* мозаичная и бородавчатая модели скульптуры поверхности семени не были обнаружены. Скульптура экзотесты у 56 упомянутых в работе таксонов относится преимущественно к лестничной модели.

Несмотря на довольно хорошую изученность морфологии и анатомии семян представителей подсемейства в целом (Netolizky, 1926; Martin, 1946; Цингер, 1958; Corner, 1976; Данилова, 1996, и др.), виды российского Дальнего Востока исследованы мало. Из 32 таксонов, произрастающих на названной территории (Гончарова, 2000а, б), имеются данные о морфологии семян лишь для 7: *Aizopsis selskiana* (Regel et Maack) Grulich (Hart, Berendsen, 1980), *A. aizoon* (L.) Grulich, *A. middendorfiana* (Maxim.) Grulich subsp. *middendorfiana*, *Orostachys japonica* (Maxim.) Berger, *O. spinosa* (L.) C. A. Mey., *Rhodiola quadrifida* (Pall.) Fisch. et C. A. Mey. и *R. rosea* L. (Knapp, 1994). Еще менее исследована анатомия представителей подсем. *Sedoideae* российского Дальнего Востока. Имеются лишь фрагментарные данные по *A. kamtschatica* (Fisch.) Grulich (Данилова, 1996).

Вместе с тем в систематике подсем. *Sedoideae*, в том числе дальневосточных видов, много спорных вопросов, разрешению которых могло бы помочь использование морфологических и анатомических признаков семян.

Целью данной работы было изучение морфологии и анатомии семян 6 дальневосточных представителей подсем. *Sedoideae* (*Crassulaceae*) флоры российского Дальнего Востока для поиска дополнительных диагностических признаков и уточнения родственных связей представителей подсемейства.

Материал и методика

Нами исследованы морфолого-анатомические особенности семян 6 дальневосточных представителей подсем. *Sedoideae* из родов *Aizopsis* Grulich и *Hylotelephium* H. Ohba. Семена собраны в естественных местообитаниях и в коллекции Ботанического сада-института Дальневосточного отделения РАН (БСИ ДВО РАН).

Изучены образцы: *Hylotelephium pallescens* (Freyn) H. Ohba — г. Владивосток, Минный городок; Кировский р-н, окр. села Шмаковка, луг; коллекция БСИ ДВО РАН; *Hylotelephium ussuriense* (Kom.) H. Ohba — Партизанский р-н, хр. Лозовый, скалистые склоны; Партизанский р-н, бухта Лашкевича; *Aizopsis aizoon* — г. Владивосток, Минный городок, луг; г. Владивосток, р-н Вторая речка, приморские луговые склоны; коллекция БСИ ДВО РАН; *Aizopsis maximowiczii* (Regel) S. Gontch. — Хасанский р-н, бухта Теляковского, прибрежные пески; г. Владивосток, о-в Рейнике, прибрежные луга; *Aizopsis middendorfiana* (Maxim.) Grulich subsp. *sichotensis* (Vorosch.) S. Gontch. — Партизанский р-н, хр. Лозовый, каменистые склоны; Партизанский р-н, окр. станции Екатериновка, каменистые склоны; *Aizopsis selskiana* — Хасанский р-н, п-ов Краббе, прибрежные скалы; Октябрьский р-н, окр. с. Чернятино, луговые склоны; коллекция БСИ ДВО РАН.

Номенклатура приведепа в соответствии с системами H. Ohba (1978, 1995), V. Grulich (1984) и S. Gontcharova (1999).

Размеры и вес семян определяли в воздушно-сухом состоянии. Исследование поверхности семенной кожуры проводили с помощью сканирующего электронного микроскопа JEOL S 5800 по стандартной методике. Съемку производили в 5—7 повторностях при различном увеличении (×70—4500). При описании морфологии поверхности семян использована общепринятая терминология (Barthlott, 1981; Данилова, Кирпичников, 1958; Stern, 1992). Учтены рекомендации И. А. Ивановой и Н. М. Дудик (1974), Н. Н. Кадена и С. А. Смирновой (1974).

Для изучения анатомического строения брали 5—10 семян, предварительно размягченных в смеси спирт—глицерин—вода (1 : 1 : 1). Срезы толщиной 5—15 мкм готовили на замораживающем микротоме и заключали в глицерин-желатин (Паушева, 1974). Для приготовления полутонких срезов (2.5—3 мкм) образцы обезвоживали в ацетоне с последовательным повышением концентрации и заливали в синтетическую смолу. Срезы изготавливали при помощи стеклянного ножа и окрашивали Shiff-реагентом и толуидином голубым. Для выявления кутикулярных слоев использовали судан-III, карболовый фуксин по Цилю и метиленовый синий (Барыкина и др., 2000).

Исследование срезов проводили при помощи светового микроскопа Axiolab. Высоту ребер и бугорков измеряли на анатомических срезах с помощью окулярной линейки и объект-микрометра в 10-кратной повторности.

Принимая во внимание некоторую неоднородность в деталях строения семенной кожуры различных участков семени, измерения, описания и рисунки выполняли в его срединной части со стороны противоположной рафе.

Результаты и обсуждение

Прежде чем перейти к описанию результатов исследований, мы хотели бы обсудить некоторые терминологические вопросы. Вслед за W. Barthlott (1981) мы различали первичную и вторичную скульптуру поверхности семени. Первичная скульптура определяется рядом признаков, наиболее важные из них: общие очертания клеток в плане (изодиаметрические или удлиненные) и их взаимное расположение, форма наружной периклинальной стенки (выпуклая, вогнутая или плоская), антиклинальных стенок (прямые, извилистые, утолщенные, не утолщенные) и видимых на поверхности семени клеточных границ. Вторичная скульптура характеризует микроморфологию поверхности и определяется скульптурой НПС и кутикулы (Barthlott, 1981; Кульбаева, 1992).

Для обозначения различно ориентированных антиклинальных стенок в отечественной литературе часто используют термины «радиальные» и «тангенциальные» стенки. Однако под понятие «радиальные», т. е. направленные по радиусу от центра семени наружу, подходят все антиклинальные стенки, а понятие «тангенциальные», т. е. располагающиеся в плоскости касания к поверхности семени, по смыслу соответствует периклинальным стенкам и используется некоторыми исследователями именно для их обозначения (Corner, 1976; Терёхин, 1996, и др.). Следуя общепринятой в ботанике терминологии (Забинкова, Кирпичников, 1957; Данилова, Кирпичников, 1985; Stearn, 1992), у клеток удлиненной формы антиклинальные стенки максимально удаленные от центра клетки мы называем дистальными, а приближенные к центру клетки и перпендикулярные дистальным — проксимальными.

Семена исследованных представителей подсем. *Sedoideae* мелкие (см. таблицу), у видов рода *Aizopsis* — удлиненно-яйцевидной формы с заметно суженным микропилярным и округлым халазальным концом, слегка уплощенные со спинки (*A. maximowiczii*, *A. aizoon*, *A. middendorfiana* subsp. *sichotensis*, *A. selskiana*) (см. таблицу-вклейку, *1*, *3*, *5*, *7*), у видов *Hylotelephium* — ланцетной формы: ланцетные, уплощенные со спинки (*H. ussuriense*) (см. таблицу-вклейку, *11*), удлиненно-ланцетные, округлые или слегка уплощенные (*H. pallescens*) (см. таблицу-вклейку, *9*). Ланцетная форма определяется наличием конусовидного складчатого выроста на халазальном, а у *H. pallescens* — и микропилярном концах семени. Окраска семян темно-коричневая (*A. aizoon*, *A. maximowiczii*, *A. selskiana*, *A. middendorfiana* subsp. *sichotensis*), светло-коричневая с охристым оттенком (*H. ussuriense*), бледная желто-коричневая (*H. pallescens*).

Микропиле расположено рядом с рубчиком и открывается воронковидным углублением на верхушке небольшого, более темной окраски, конического возвышения. У *H. pallescens* и *H. ussuriense* оно практически не отличается по цвету от остальной поверхности. Рубчик небольшой, ланцетный или щелевидный, слегка вогнутый. Рафе выражено четко, имеет вид узкого гребня и проходит вдоль семени до халазы, у *Aizopsis aizoon*, *A. maximowiczii*, *A. selskiana*, *A. middendorfiana* subsp. *sichotensis* оканчивается, как правило, небольшим возвышением в халазальной области. Высота рафе уменьшается от микропиле к халазе.

Семена формируются на базе анатропного семязачатка и состоят из семенной кожуры, запасающих тканей и зародыша. Проводящий пучок в рафе не развит. Се-

Морфометрические показатели семян представителей подсемейства *Sedoideae*

Вид	Длина, мм	Ширина, мм	Толщина, мм	Масса 1000 шт., г
Aizopsis aizoon	1.146	0.539	0.409	0.0771
A. maximowiczii	1.104	0.541	0.401	0.0724
A. selskiana	1.102	0.456	0.31	0.0555
A. middendorfiana subsp. *sichotensis*	1.061	0.374	0.37	0.0669
Hylotelephium pallescens	1.784	0.387	0.284	0.0482
H. ussuriense	0.996	0.37	0.31	0.0375

К ст. Е. Н. Виноградовой и Г. А. Беляковой, с. 1712

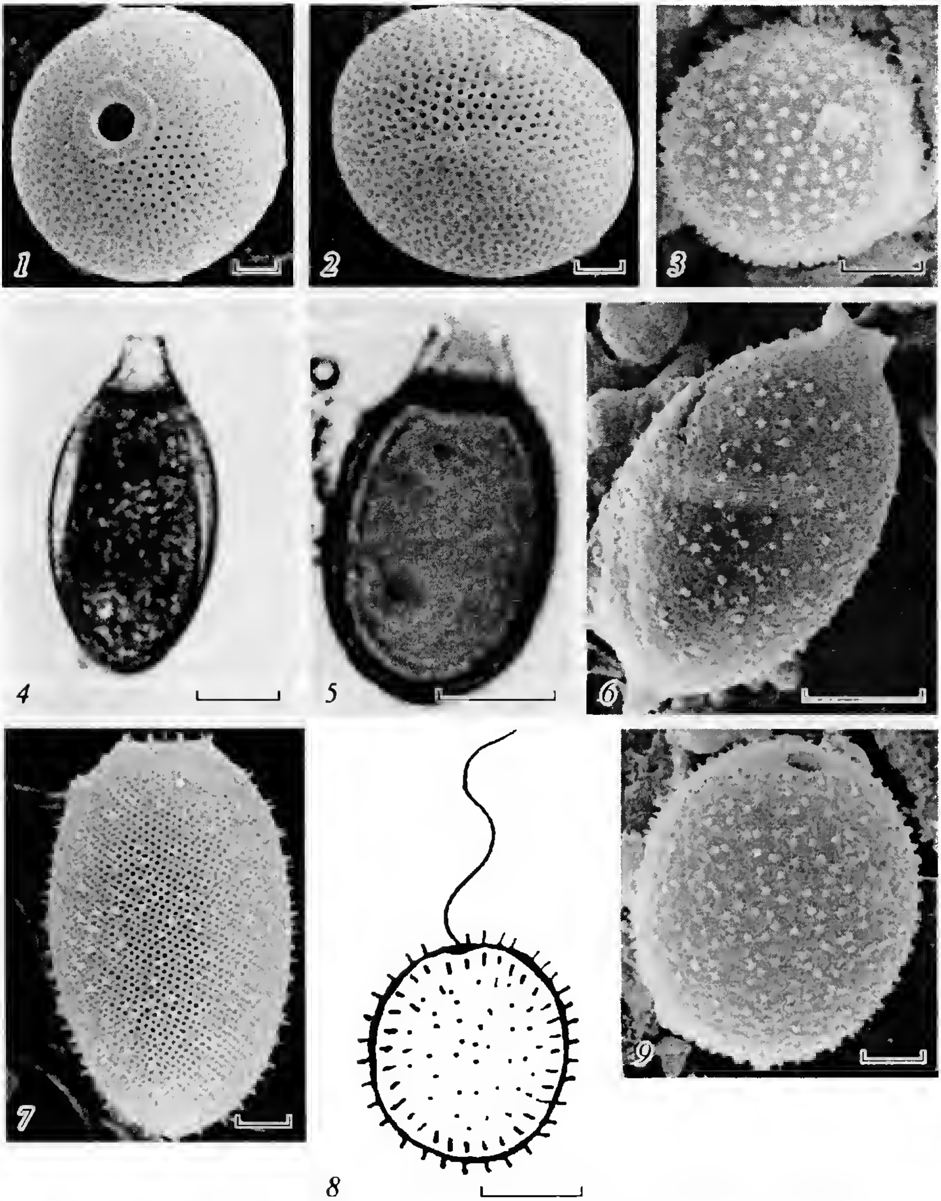


Таблица. Виды рода *Trachelomonas*, впервые отмеченные для территории г. Москвы и Московской обл.

1, 2 — Trachelomonas woronichiniana, 3 — T. verrucosa var. *granulosa, 4 — T. pseudobulla* f. *bulloides, 5 — T. pseudobulla* f. *pseudobulla, 6 — T. caudata* var. *pseudocaudata, 7 — T. obovata* f. *novae-zemliae, 8 — T. bacillifera* var. *minima, 9 — T. granulosa.* Масштабные линейки, мкм: *1—3, 7, 9* — 3; *4—6, 8* — 10.

К ст. М. Н. Колдаевой и С. Б. Гончаровой, с. 1736

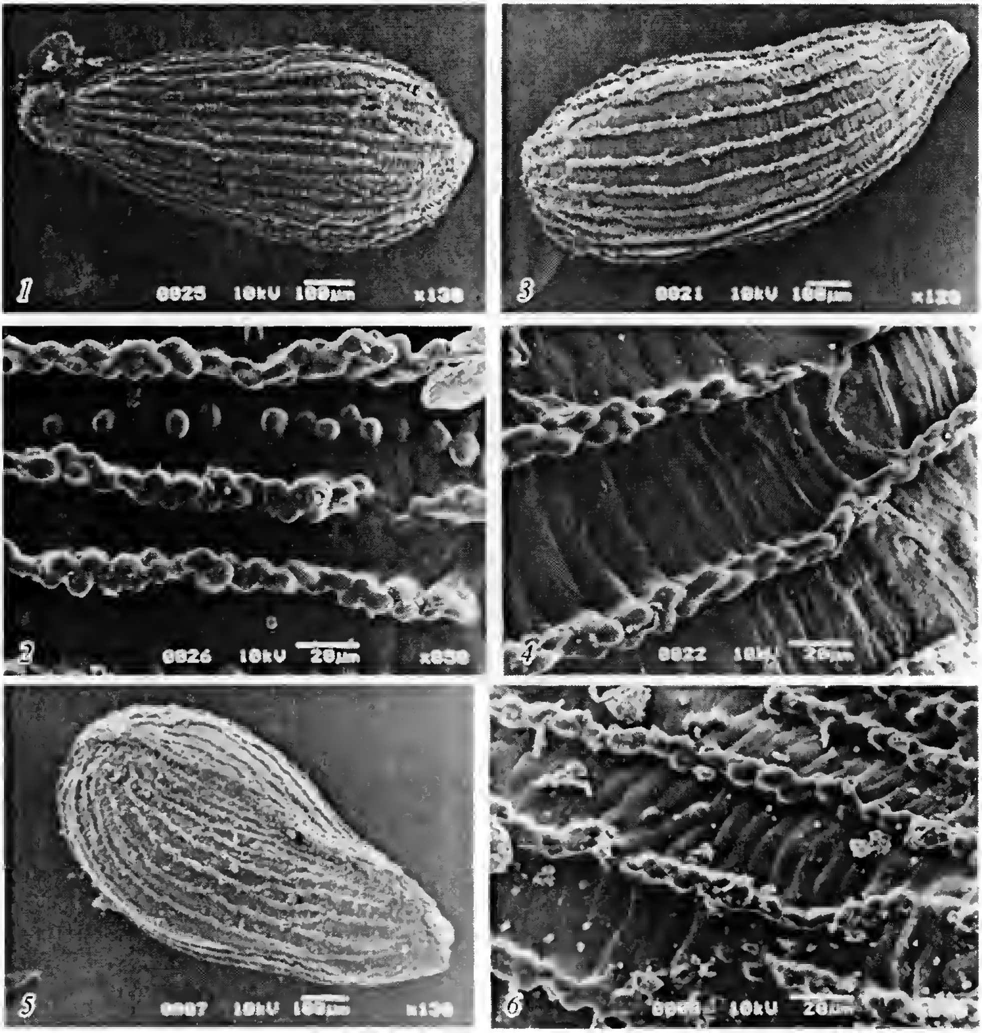
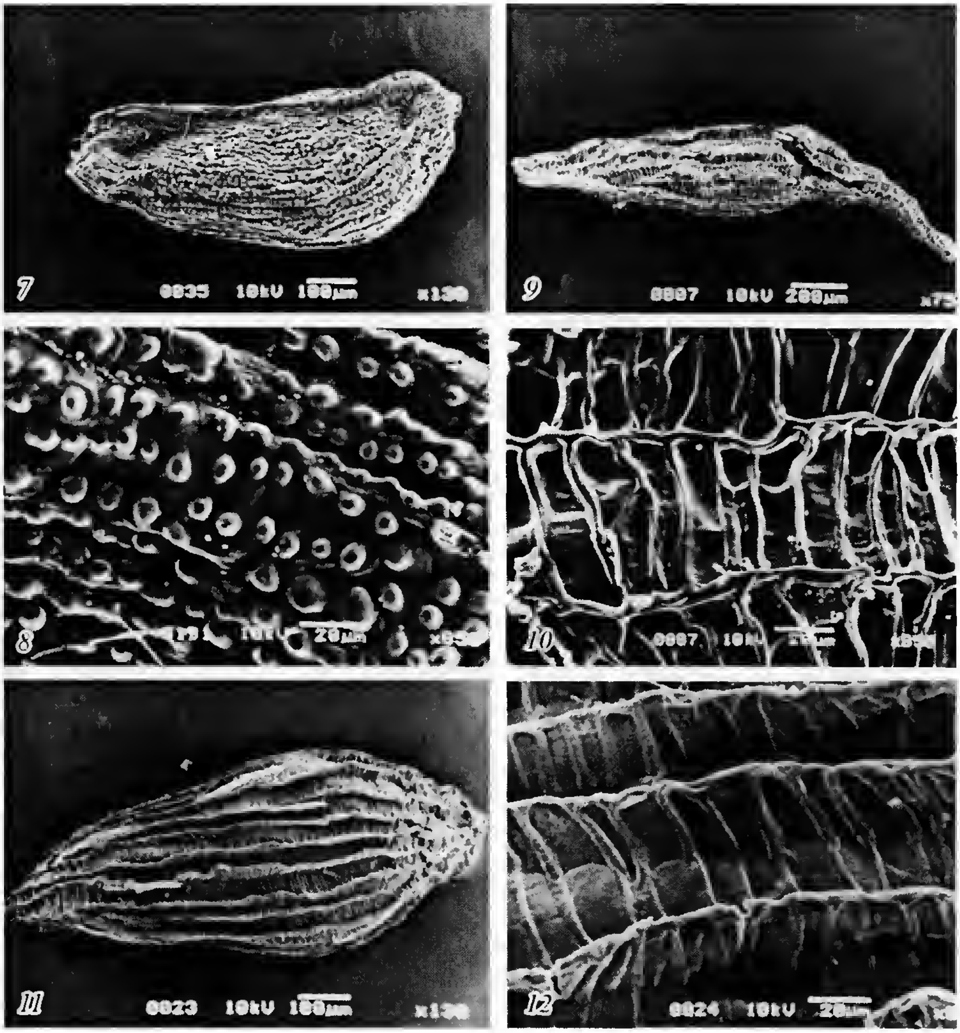


Таблица. Семена видов подсем. *Sedoideae.*

1, 2 — *Aizopsis maximowiczii*: *1* — ×130; *2* — ×850. *3, 4* — *A. aizoon*: *3* — ×120, *4* — ×850; *5, 6* — *A. middendorfiana* subsp. *sichotensis*: *5* — ×130, *6* — ×800. *7, 8* — *A. selskiana*: *7* — ×130, *8* — ×850; *9, 10* — *Hylotelephium pallescens*: *9* — ×75; *10* — ×850. *11, 12* — *H. ussuriense*: *11* — ×130, *12* — ×850.

К с. 1736



Продолжение таблицы.

К ст. А. И. Меликян и А. И. Константиновой, с. 1755

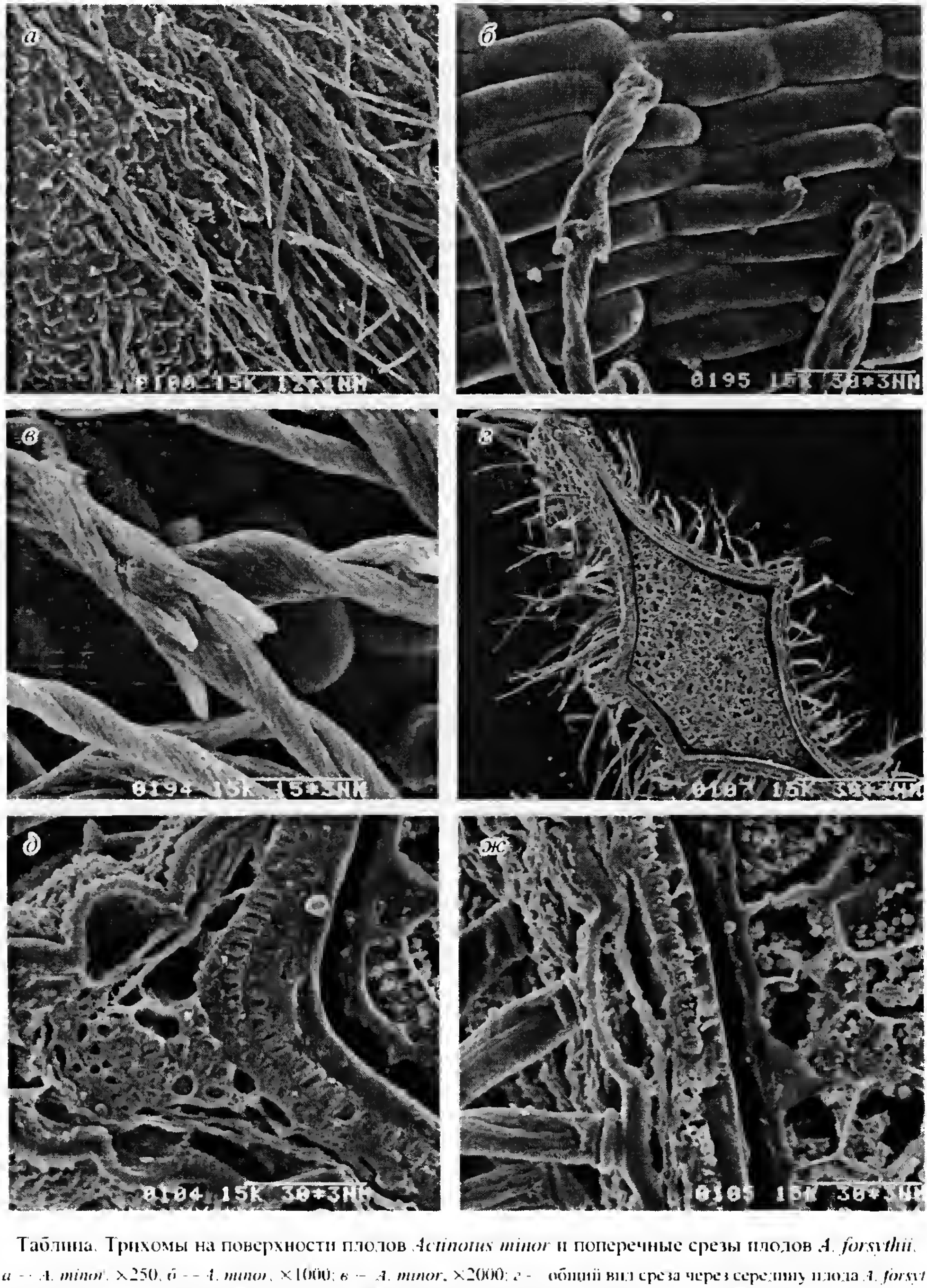


Таблица. Трихомы на поверхности плодов *Actinotus minor* и поперечные срезы плодов *A. forsythii*.

а — *A. minor*, ×250; *б* — *A. minor*, ×1000; *в* — *A. minor*, ×2000; *г* — общий вид среза через середину плода *A. forsythii*, ×100; *д* — фрагмент среза перикарпия *A. forsythii* в районе ребра, ×1000; *ж* — фрагмент среза перикарпия *A. forsythii* в межреберном участке, ×1000.

менная кожура экзотестального типа, она является производной обоих интегументов. Складчатый вырост на халазальном конце семени *H. pallescens* и *H. ussuriense* сложен клетками тесты. Микропиле образовано тегменом.

Зрелая семенная кожура очитков тонкая, 2-слойная, снаружи покрыта толстой кутикулой. Наружная эпидерма наружного интегумента преобразуется в экзотесту — наиболее мощный слой тесты. Экзотеста сложена из удлиненных клеток, длина которых в 2 и более раз превышает ширину. Клетки экзотесты вытянуты в направлении, перпендикулярном морфологической оси семени, и располагаются продольными рядами. Число таких рядов на окружность семени непостоянно и варьирует у всех изученных видов. Стенки клеток данного слоя окрашены в желто-коричневый цвет.

Стенки клеток экзотесты представителей рода *Aizopsis* в разной степени утолщены: наружная периклинальная (НПС) — значительно, внутренняя периклинальная — слабо. Антиклинальные стенки тоньше периклинальных, они сдавлены между последними и образуют S-образные складки (рис. 1, *в—е*) (секция *Aizopsis*: *A. aizoon*, *A. maximowiczii*, *A. middendorfiana* subsp. *sichotensis*, *A. selskiana*). Дистальные антиклинальные стенки приподняты и вместе с прилегающим участком утолщенной НПС образуют 2 дистальных выроста. Проксимальные антиклинальные стенки меньшей высоты, чем дистальные, не приподнятые над поверхностью клетки (*A. aizoon*, *A. maximowiczii*, *A. middendorfiana* subsp. *sichotensis*). У *A. selskiana* дистальные выросты образуются в виде выпячиваний НПС вблизи дистальных концов клетки без участия антиклинальной стенки. Дистальные антиклинальные стенки равной высоты и не приподняты над поверхностью клетки. У перечисленных видов НПС выглядит выпуклой на поперечном срезе клетки и вогнутой — на продольном. Клеточная полость узкая, заполнена окрашенным в желто-коричневый цвет содержимым.

Клетки экзотесты некоторых видов рода *Aizopsis* имеют в центре НПС вырост (выпячивание) в виде бугорка. У *A. selskiana* обычно образуется один бугорок, редко число их больше. Размерами он почти не отличается от дистальных выростов (рис. 1, *в*). У *A. aizoon* могут присутствовать 1—2 бугорка, дистальные выросты заметно превышают их по высоте (рис. 1, *г*).

Клетки экзотесты представителей рода *Hylotelephium* в отличие от изученных видов *Aizopsis* имеют равномерно и слабо утолщенные клеточные стенки (рис. 1, *а*, *б*). Антиклинальные стенки приподнятые, S-образно сдавленные, НПС погруженная. В результате НПС выглядит вогнутой как на продольном, так и на поперечном срезах экзотестальной клетки. Клеточная полость полностью сжатая или узкая, заполненная желто-коричневым содержимым. Дистальные антиклинальные стенки клеток экзотесты *H. ussuriense* смыкаются на всю высоту и значительно превышают проксимальные стенки по высоте. На продольном срезе такие клетки имеют скобовидную форму. У *H. pallescens* дистальные и проксимальные антиклинальные стенки примерно одинаковой высоты. Форма таких клеток на срезе блюдцевидная.

В микропилярной и халазальной частях, а также в области рафе клетки экзотесты слабо дифференцированные, меньших размеров, чем в других частях семени, продольно-удлиненные или почти изодиаметрические, НПС их остается выпуклой, дистальные выросты чаще отсутствуют, клеточная полость широкая.

Эндотеста сохраняет клеточное строение только в области халазы. На остальном протяжении клетки этого слоя сливаются с тегменом, промежуточной и внутренней кутикулой в единый пигментированный слой.

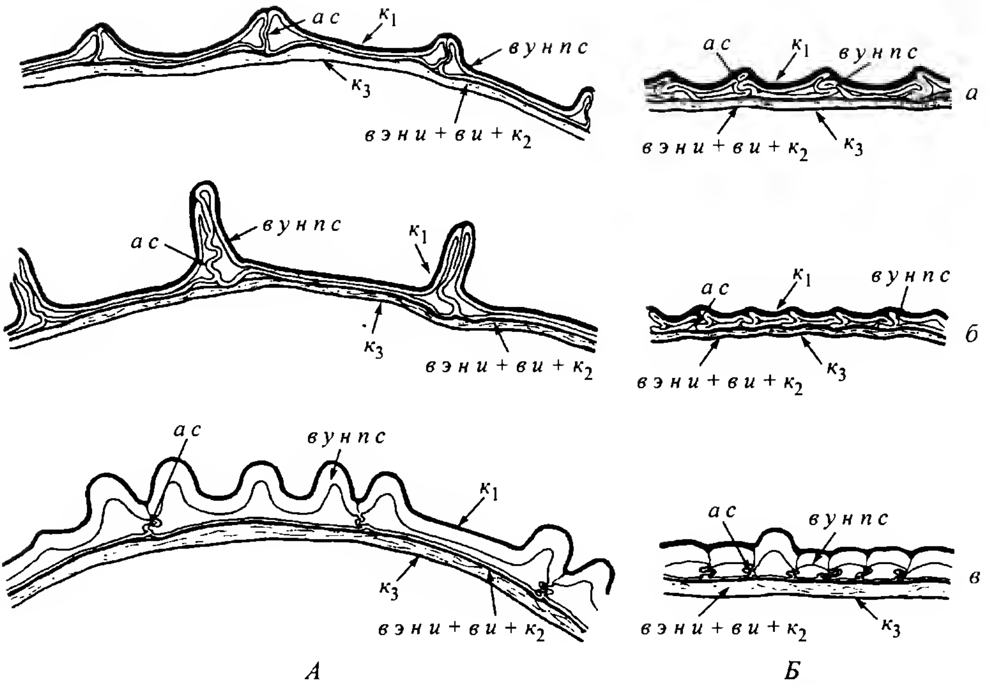


Рис. 1. Строение покровов зрелого семени представителей подсем. *Sedoideae*.

А — в поперечном сеченин; *Б* — в продольном сечении. *а* — *Hylotelephium pallescens*; *б* — *H. ussuriense*; *в* — *Aizopsis selskiana*; *г* — *A. aizoon*; *д* — *A. maximowiczii*; *е* — *A. middendorfiana* subsp. *sichotensis*; *а с* — антиклинальная стенка; *в у н п с* — вторичное утолщение наружной переклннальной стенки; $к_1$ — наружная кутикула, $к_3$ — внутренняя кутикула, *в э н и* + *в и* + $к_2$ — внутренняя эпидерма наружиого интегумента (эндотеста) + внутренний интегумент (тегмен) + промежуточная кутикула. Масштабная линейка — 10 мкм.

Экзотесту подстилает тегмен — тонкий темноокрашенный слой, состоящий из остатков 2 рядов клеток внутреннего интегумента (рис. 1). На большем протяжении клеточное строение тегмена неразличимо. Тегмен имеет слоистую структуру, его внутренняя поверхность покрыта бесцветной кутикулой. Окрашенный тегмен вместе с экзотестой определяют окраску семян.

В области халазы у всех исследованных видов очитков хорошо выражена гипостаза, имеющая вид компактной группы окрашенных в красновато-коричневый цвет мелких сдавленных клеток с утолщенными оболочками и признаками облитерации (рис. 2, *А*, *Б*).

Запасающие ткани зрелого семени представлены эндоспермом, окружающим зародыш, и остатками нуцеллуса, сохраняющимися над гипостазой и имеющими вид линзы из мелких сдавленных клеток неправильной формы. Эндосперм необильный, в области микропиле и халазы он многослойный, состоит из нескольких рядов крупных изодиаметрических тонкостенных клеток, заполненных зернистым цитоплазматическим содержимым. На остальном протяжении эндосперм однослойный, со значительно утолщенными клеточными стенками. Клеточное строение однослойной части сохраняется только в области рафе и на участках, граничащих с многослойными (халазальной и микропилярной) частями эндосперма. Содержимое клеток большей части эндосперма утилизируется, а сдавленные, частично лизированные клеточные оболочки образуют тонкий бесцветный бесструктурный слой. У *A. selskiana*, в отличие от других исследованных видов, однослой-

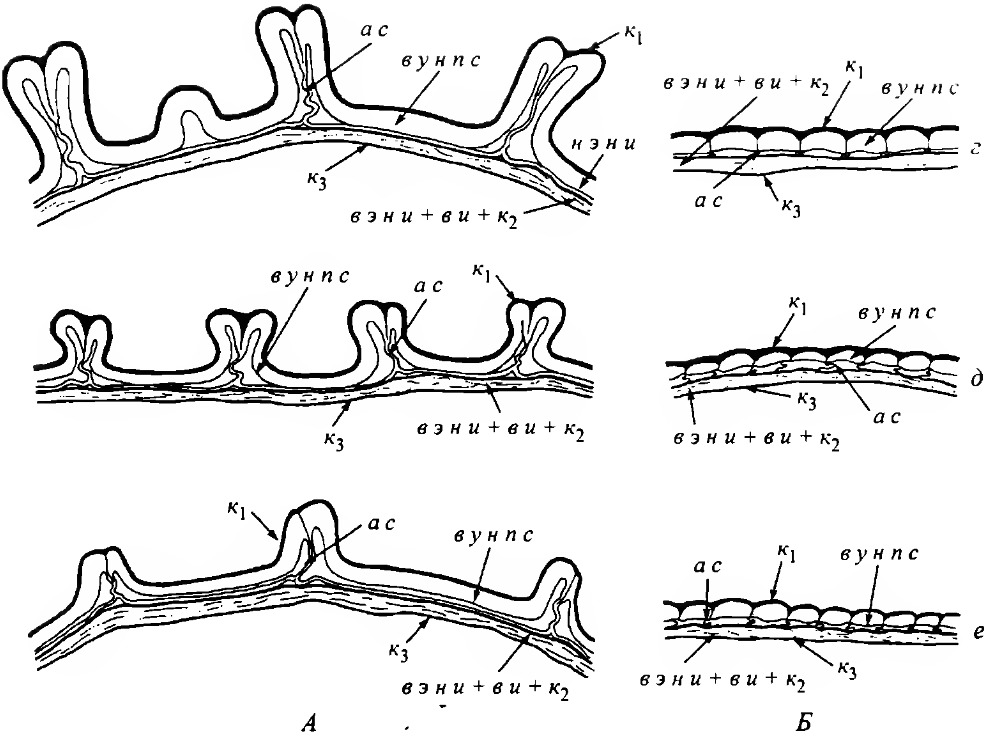


Рис. 1 (*продолжение*).

ная часть эндосперма менее подвержена лизису, она сохраняет различимые элементы клеточного строения на всем протяжении.

Зародыш у всех исследованных видов очитковых крупный, ланцетной формы, хорошо дифференцирован, занимает осевое положение и заполняет почти весь объем семени. Он состоит из корешка с корневым чехликом, гипокотиля, плюмулы и 2 семядолей (рис. 2, *Г*). Плюмула имеет вид небольшого недифференцированного меристематического бугорка. Семядоли составляют чуть более 1/2 длины зародыша. В зародыше очитковых имеется проваскулярная система, разветвляющаяся в семядолях на 3 пучка (рис. 2, *В*). Клетки паренхимы заполнены зернистым содержимым. Зародыш *H. pallescens* выделяется среди изученных видов удлиненной формой и меньшим объемом плюмулы.

Располагающиеся правильными продольными рядами клетки экзотесты создают характерную для данных видов скульптуру семенной кожуры. Поверхность семян *Aizopsis aizoon*, *A. maximowiczii*, *A. middendorfiana* subsp. *sichotensis* выглядит широкоребристой (см. таблицу-вклейку, *2*, *4*, *6*). Наружные периклинальные стенки клеток экзотесты погруженные, слегка выпуклые. Дистальные антиклинальные стенки клеток приподняты над поверхностью семени. Дистальные выросты утолщенные, с округлой вершиной, плотно сомкнуты (*A. aizoon*, *A. middendorfiana* subsp. *sichotensis*) либо не сомкнуты (*A. maximowiczii*). В том случае, если выросты плотно сомкнуты, продольные ребра выглядят почти ровными, если не сомкнуты — волнистыми.

Высота ребер в области, противоположной рафе, в среднем составляет у *A. maximowiczii* — 18.7, у *A. middendorfiana* subsp. *sichotensis* — 18.8, у *A. aizoon* — 25.6 мкм и уменьшается к области рафе.

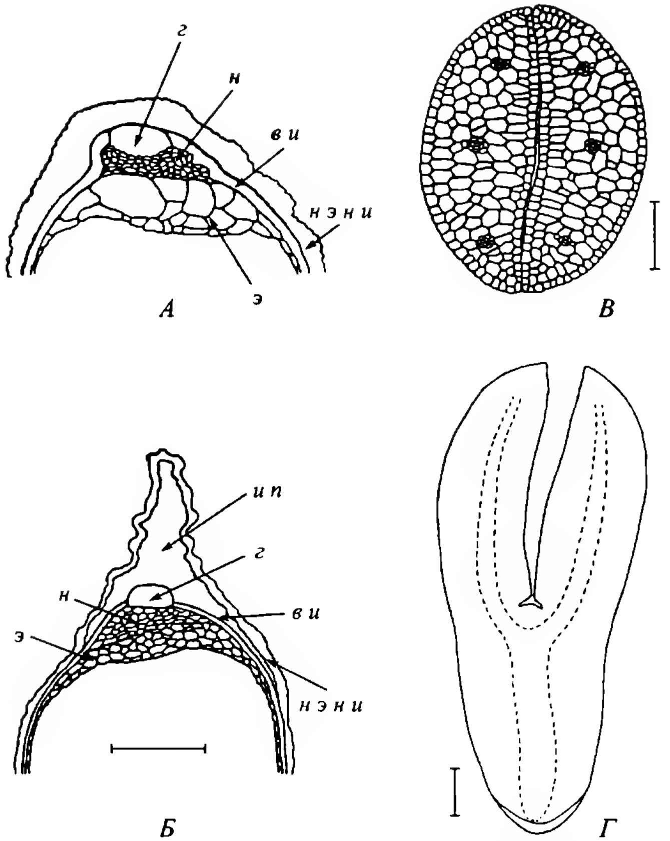


Рис. 2. Строение семени представителей подсем. *Sedoideae*.

А, *Б* — халазальная область семени (*А* — *Aizopsis aizoon*; *Б* — *Hylotelephium ussuriense*); *В* — поперечный срез семядолей *A. middendorfiana* subsp. *sichotensis*; *Г* — зародыш *Aizopsis maximowiczii*; *в и* — внутренний интегумент (тегмен); *г* — гипостаза; *и п* — интегументальная паренхима; *н* — нуцеллус; *э* — эндосперм. *н э н и* — наружная эпидерма наружного интегумента (экзотеста). Остальные обозначения те же, что и на рис. 1. Масштабная линейка — 10 мкм.

Дистальные концы клеток экзостесты (см. таблицу-вклейку, *8*) не приподняты, границы четко выражены. Наружная периклинальная стенка несет 2 бугорка, расположенных около дистальных концов клетки, ряды бугорков смежных рядов клеток остаются обособленными. Высота бугорков в среднем равна 13.8 мкм. Иногда дополнительные бугорки расположены в центре клетки. Благодаря этому поверхность семени полностью покрыта мелкими бугорками и выглядит многобугорчатой. Следуя общему расположению клеток экзотесты, бугорки располагаются хорошо просматриваемыми продольными рядами.

Клетки эпидермы семян исследованных представителей рода *Hylotelephium* удлиненные, длина их в 2—5 раз (*H. ussuriense*) или в 1.5—3 раза превышает ширину (*H. pallescens*). Наружные периклинальные стенки вогнутые. Дистальные антиклинальные стенки клеток экзотесты *H. ussuriense* значительно выше проксимальных (соответственно 5 и 35 мкм), дистальные выросты плотно смыкаются, вершина их не утолщенная, рельеф ребер сглаженный, благодаря этому поверхность семени выглядит узкоребристой (см. таблицу-вклейку, *11*, *12*). У семян *H. pallescens* дистальные и проксимальные антиклинальные стенки имеют почти одинаковую высоту и в среднем равны 8.5 мкм, поэтому ребра не выражены. Поверхность семени выглядит сетчатой. Слагающие сетку ячеи располагаются продольными рядами (см. таблицу-вклейку, *9*, *10*). Границы клеток, слагающих экзотесту *Hylotelephium ussuriense* и *H. pallescens*, четко выраженные.

Вторичная скульптура поверхности семенной кожуры у исследованных видов не выражена или выражена слабо. Поверхность эпидермальных клеток у представителей рода *Aizopsis* гладкая или слаборморщинистая, у представителей рода *Hylotelephium* — гладкая (*H. pallescens*) или неравномерно покрыта мелкими гранулами и хлопьями (*H. ussuriense*).

Заключение

Проведенное нами изучение анатомии и морфологии семян 6 дальневосточных представителей подсем. *Sedoideae* выявило однотипное внутреннее строение семян изученных видов. Наблюдаемые различия связаны в основном с особенностями строения экзотесты и со степенью утилизации запасающих тканей в процессе развития зародыша.

Семена изученных видов, как и большинства других представителей сем. *Crassulaceae*, экзотестального типа. Наибольшим морфологическим и анатомическим разнообразием характеризуются клетки экзотесты. Главной особенностью их строения, характеризующей виды на уровне рода, является степень утолщения клеточных стенок. У представителей рода *Aizopsis* на внутренней стороне НПС образуется мощное вторичное утолщение. Такой тип утолщения стенок клеток экзотесты характерен также для семян видов сем. *Penthoraceae* и большинства представителей сем. *Saxifragaceae* (Krach, 1976; Кульбаева, 1992; Немирович-Данченко, 1994). Представители рода *Hylotelephium* имеют слабо утолщенные антиклинальные и периклинальные стенки.

Выявлены видоспецифичные черты анатомического строения экзотесты (кривизна наружной периклинальной стенки клеток, наличие выростов на ее поверхности, разница в высоте дистальных и проксимальных антиклинальных стенок и степень смыкания дистальных выростов), которые можно использовать как таксономические признаки.

Ранее было известно, что при утилизации эндосперма в процессе развития семени его остатки сохраняются иногда лишь в области корешка (Цингер, 1958), у *Sedum kamtschaticum* бесструктурный слой эндосперма остается вокруг всего зародыша (Даннлова, 1996). Часть клеток нуцеллуса сохраняется только в микропилярной зоне зрелого семени (Цингер, 1958). У всех изученных нами видов остатки эндосперма, в различной степени лизированного, сохраняются вокруг всего зародыша, а остатки нуцеллуса — в виде линзы над гипостазой.

Семена исследованных нами очитковых имеют скульптурированную поверхность. Эпидерма состоит из удлиненных перпендикулярно длинной оси семени клеток, расположенных правильными продольными рядами от халазы к микропиле и создающих характерный продольный рисунок поверхности семени. Разнообразие скульптуры поверхности семян изученных видов определяется выявленными особенностями в анатомическом строении клеток экзотесты и обусловлено, в первую очередь, морфологией антиклинальных стенок либо наличием выростов на наружной периклинальной стенке. Сочетание признаков позволяет выделить следующие морфологические типы скульптуры семенной кожуры.

1. Поверхность широкоребристая (laticostate) — дистальные выросты клеток экзотесты благодаря значительному утолщению НПС широкие, с округлыми или

слегка уплощенными вершинами (*Aizopsis aizoon*, *A. maximowiczii*, *A. middendorfiana* subsp. *sichotensis*), в разной степени сомкнуты, что определяет большую или меньшую волнистость ребер (см. таблицу-вклейку, *1—6*).

2. Поверхность узкоребристая (tenuicostate) — утолщение стенок экзотестальных клеток слабое, дистальные выросты плотно сомкнуты, вершины их не утолщенные (*Hylotelephium ussuriense*) (см. таблицу-вклейку, *11*, *12*).

3. Поверхность сетчатая (reticulate) — дистальные и проксимальные антиклинальные стенки приподнятые, примерно равной высоты и толщины, плотно сомкнуты (*H. pallescens*) (см. таблицу-вклейку, *9*, *10*).

4. Поверхность многобугорковая (multipapillate) — антиклинальные стенки не приподнятые; периклинальные стенки несут 2 бугорка, расположенных около дистальных концов клетки. Иногда дополнительные бугорки расположены в центральной части клеток (*Aizopsis selskiana*) (см. таблицу-вклейку, *7*, *8*).

Как показано ранее (Hart, Berendsen, 1980; Knapp, 1994), морфология семени *Sedum* (s. l.) достаточно разнообразна. Скульптура экзотесты большинства изученных нами видов (*Aizopsis aizoon*, *A. maximowiczii*, *A. middendorfiana* subsp. *sichotensis*, *Hylotelephium ussuriense*, *H. pallescens*) относится к Jovibarba-типу лестничной модели (Knapp, 1994), что аналогично двубугорковому (bipapillate) типу, ребристому (costate) подтипу, полуребристому (semicostate) и широкоребристому (laticostate) вариантам (Hart, Berendsen, 1980). *Aizopsis selskiana* относится к многобугорковому (multipapillate) типу (Hart, Berendsen, 1980).

Как отмечено выше, очитковые известны сложностью дифференциации видов и часто их трудно разделить по морфологическим признакам. Так, В. Н. Ворошилов (1982) считает *A. maximowiczii* подвидом *A. aizoon*, а в региональной обработке семейства толстянковых, выполненной Т. А. Безделевой (1995), данные виды приведены как самостоятельные. Проведенный анализ морфологических и анатомических характеристик семян позволяет заключить, что названные виды хотя и имеют общий тип скульптуры семенной кожуры, различаются по целому ряду признаков, а именно — по высоте (18.7 и 25.6 мкм соответственно) и степени смыкания дистальных антиклинальных стенок клеток экзотесты, характеру утолщения дистальных выростов. Поэтому их разделение правомерно.

Предшествующие исследования морфологии поверхности семян в родах *Rhodiola*, *Orostachys* и других представителей родов *Hylotelephium* и *Aizopsis* показали, что таксоны ранга секции, серии в сем. *Crassulaceae* имеют специфичные наборы макроморфологических признаков семенной кожуры (Hart, Berendsen, 1980; Knapp, 1994). Наши исследования подтверждают верность данных выводов для дальневосточных представителей подсемейства.

На основании анализа совокупности морфологических признаков *H. ussuriense* был перенесен нами из серии *Hylotelephium* в серию *Sieboldia* H. Ohba (Gontcharova, 1999). Выявленные различия в строении семян и скульптуре семенной кожуры *H. pallescens*, типичного представителя серии *Hylotelephium*, и *H. ussuriense* указывают на правильность этого таксономического преобразования.

Секции *Aizopsis* (*A. aizoon*, *A. maximowiczii*, *A. middendorfiana* subsp. *sichotensis*) и *Villosae* (*A. selskiana*) рода *Aizopsis* характеризуются специфичными наборами как морфологических, так и анатомических признаков семян, что подтверждает обоснованность их разделения, предложенного нами ранее (Gontcharova, 1999). Согласно данным H.'t Hart и W. Berendsen (1980), тип орнаментации тесты, свойственный *A. selskiana*, не встречается ни у одного из 45 европейских и азиатских видов очитковых, исследованных указанными авторами.

Полученные нами данные о строении поверхности семени *A. selskiana* идентичны результатам H.'t Hart и W. Berendsen (1980), что еще раз демонстрирует стабильность признаков скульптуры тесты и отсутствие заметного влияния природно-климатических условий произрастания вида на последние. Это повышает уровень значимости данных признаков как таксоноспецифических при использовании для целей систематики у очитковых.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Барыкина Р. П., Веселова Т. Д., Девятов А. Г. и др. Основы микротехнических исследований в ботанике. Справочное руководство. М., 2000. 127 с.

Безделева Т. А. Crassulaceae DC. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1995. Т. 7. С. 214—235.

Ворошилов В. Н. Определитель растенний советского Дальнего Востока. М., 1982. 672 с.

Гончарова С. Б. О таксономии представителей подсемейства *Sedoideae* (*Crassulaceae*) российского Дальиего Востока. (I) Роды *Hylotelephium* и *Aizopsis* // Бот. журн. 2000а. Т. 85. № 5. С. 121—128.

Гончарова С. Б. О таксономии *Sedoideae* российского Дальнего Востока. (II) Роды *Rhodiola* и *Orostachys* // Бот. журн. 2000б. Т. 85. № 5. С. 120—128.

Данилова М. Ф. Crassulaceae // Сравнительная анатомия семян. СПб., 1996. Т. 5. С. 25—32.

Данилова М. Ф., Кирпичников М. Э. Словарь термииов // Сравнительная аиатомня семян. Т. 1. Л., 1985. С. 8—31.

Забинкова Н. Н., Кирпичников М. Э. Латинско-русский словарь для ботаников. Справочное пособие по систематике высших растений. Вып. II / Под ред. Б. К. Шишкина. М.; Л., 1957. 336 с.

Иванова И. А., Дудик Н. М. К методике описания морфологических признаков семян // Составление определителей растений по плодам и семенам. Киев, 1974. С. 43—54.

Каден Н. Н., Смирнова С. А. К методике составлеиия карпологических описаний // Составление определителей растений по плодам и семенам. Киев, 1974. С. 54—67.

Кульбаева Б. Ж. Поверхностиая структура семяи представителей семейства *Saxifragaceae* // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 4. С. 61—68.

Немирович-Данченко Е. Н. Строение семян *Penthorum sedoides* и *P. chinense* (*Penthoraceae*) // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 6. С. 64—71.

Паушева З. П. Практикум по цитологии растений. М., 1974. 288 с.

Терёхин Э. С. Семя и семенное размножение. СПб., 1996. 377 с.

Цингер Н. В. Семя, его развитие и физиологические свойства. М., 1958. 286 с.

Barthlott W. Epidermal and seed surface characters of plants: systematic applicability and some evolutionary aspects // Nord. J. Bot. 1981. Vol. 1. N 3. P. 345—354.

Bouman F., Delange A. Micromorphology of the seed coats in *Begonia* section *Squamibegonia* Warb. // Acta Bot. Neerl. 1982. Vol. 31. N 4. P. 297—305.

Clausen R. Sedum (*Crassulaceae*) of the mexican cordilleran plateau // Gent. Herb. 1984. Vol. 12. P. 8—36.

Corner E. J. H. The seeds of dicotyledons. Cambridge, 1976. Vol. 1. 311 p. Vol. 2. 552 p.

Fröderström H. The genus *Sedum* L. A systematic essay // Acta Horti. Gothoborg. 1930—1936. Pt 1. N 5. 75 p; Pt 2. N 6. 111 p.; Pt 3. N 7. 126 p.; Pt 4. N 10. 262 p.

Gontcharova S. B. Conspectus of *Sedoideae* (*Crassulaceae*) of the Russian Far East // Bull. Nat. Sci. Mus. (Tokyo). Ser. B. 1999. Vol. 25. P. 49—63.

Grulich V. Generic division of *Sedoideae* in Europe and adjacent regions // Preslia. 1984. Vol. 56. N 1. P. 29—45.

Hart H. 't, Berendsen W. Ornamentation of the testa in *Sedum* (*Crassulaceae*) // Plant Syst. and Evol. 1980. Vol. 35. N 1—2. P. 107—117.

Knapp U. Skulptur der Samenschale und Gliederung der *Crassulaceae* // Bot. Jahrb. Syst. 1994. Vol. 116. N 2. P. 157—187.

Krach J. E. Die Samen der *Saxifragaceae* // Bot. Jahrb. 1976. Bd 97. N 1. P. 1—60.

Martin A. C. The comparative internal morphology of seeds // Amer. Midl. Natur. 1946. 36. N 3. P. 513—660.

Moret J., Courderc H., Bari A., Delarue Y. Micromorphology of seeds of *Ornitogalum* (*Hyacinthaceae*) in North Africa // Nord. J. Bot. 1990. N 9. P. 461—468.

Netolizky F. Anatomy der Angiospermen-Samen // Handbuch der Pflanzenanatomie. Berlin, 1926. Bd 10. 364 S.

Ohba H. Generic and Infrageneric classification of the Old World *Sedoideae* (*Crassulaceae*) // J. Fac. Sci. Univ. Tokyo. Sec. 3. 1978. Vol. 12. N 4. P. 139—198.

Ohba H. Systematic problems of Asian *Sedoideae* // Evolution and systematics of the *Crassulaceae*. Leiden, 1995. P. 151—158.

Stearn W. T. Botanical latin. Oxford, 1992. 612 p.

SUMMARY

Morphological and anatomical characters of the seeds of six Far Eastern species of the genera *Hylotelephium* and *Aizopsis* (*Aizopsis aizoon*, *A..maximowiczii*, *A. middendorfiana* subsp. *sichotensis*, *A. selskiana*, *Hylotelephium ussuriense*, *H. pallescens*) are studied. Three types of the spermoderma sculpture are described: longitudinally costate with two subtypes (laticostate in *Aizopsis aizoon*, *A. maximowiczii*, *A. middendorfiana* subsp. *sichotensis*, and tenuicostate in *Hylotelephium ussuriense*), reticulate (*H. pallescens*) and multipapillate (A. selskiana). The characters of the exotesta sculpture are shown to be stable in all studied taxa and thus important for taxonomic purposes. These features support the separation of the section *Villosae* (Boriss.) S. Gontch. and the transfer of *H. ussuriense* from the series *Hylotelephium* into the series *Sieboldia* H. Ohba.

УДК 582.67-14 Бот. журн., 2005 г., т. 90, № 11

© О. А. Лебедева, А. Г. Лапиров

ОСОБЕННОСТИ ОНТОГЕНЕЗА *BATRACHIUM TRICHOPHYLLUM* (*RANUNCULACEAE*)

O. A. LEBEDEVA, A. G. LAPIROV. PECULIARITIES OF THE ONTOGENESIS OF *BATRACHIUM TRICHOPHYLLUM* (*RANUNCULACEAE*)

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
152742, Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н
Факс (08547) 25-042
E mail: lapir@ibiw.yaroslavl.ru
Поступила 27.08.2004
Окончательный вариант получен 10.03.2005

В онтогенезе *Batrachium trichophyllum* выделены и описаны 4 периода (латентный, прегенеративный, генеративный, постгенеративный) и 10 онтогенетических (возрастных) состояний. Этот вид можно отнести к полурозеточным кистекорневым с непродолжительной (ювенильной) розеточной фазой в онтогенезе. Для него характерна высокая скорость онтогенеза, свойственная многим водным растениям, поздняя (сенильная) неспециализированная дезинтеграция. Онтогенез этого растения можно характеризовать как полный, с коротким прегенеративным и продолжительным (до 3 мес.) генеративным периодом.

Ключевые слова: онтогенез, водные растения, *Batrachium trichophyllum*.

Шелковник волосолистный — *Batrachium trichophyllum* (Chaix) Bosch, — полностью погруженный вегетативный малолетник, произрастающий в малых реках, водохранилищах и озерах с пресной водой. Может встречаться как отдельными куртинами, так и образуя заросли на небольших участках речных русел и мелководий водоемов.

Несмотря на обширную в целом литературу по гидрофитам, биолого-морфологические особенности водных лютиков освещены слабо (Барыкина, 1988). Онтогенез этого вида ранее изучен не был, единичные рисунки разновозрастных экземпляров этого растения (под названием *Ranunculus trichophyllum* и без указания возрастных состояний) были представлены в монографической работе C. D. K. Cook (1966). Вслед за изучением прорастания семян и начальных этапов развития проростков шелковника волосолистного (Лебедева, Лапиров, 2000), мы, продолжая нашу работу, в настоящем сообщении приводим описание онтогенеза и его особенностей у этого вида.

Материал и методика

Материал для анализа онтогенеза шелковника волосолистного собран в 3 растительных сообществах, расположенных на мелководье Рыбинского водохранилища в окрестностях пос. Борок Ярославской обл. в канале напротив ихтиологического корпуса Института биологии внутренних вод имени И. Д. Папанина РАН (ИБВВ РАН) и в заливе в районе заказника. Кроме того, 2-летние наблюдения за популяцией *Batrachium trichophyllum* велись также на прудах экспериментальной базы «Сунога» ИБВВ РАН.

Описание онтогенеза проводили по схеме возрастной периодизации Т. А. Работнова (1950) с некоторыми дополнениями (Уранов, 1975; Смирнова и др., 1976). Для характеристики каждого возрастного состояния использовали не менее 8—10 растений. Всего проанализировано более 200 особей. Дополнительно для изучения морфологических признаков взрослых растений использовались гербарные материалы ИБВВ РАН (IBIW). Кроме того, начальные этапы развития были прослежены и в лабораторных условиях. На протяжении всего вегетационного сезона проводились морфометрические измерения растений и фенологические наблюдения.

Результаты и обсуждение

В онтогенезе шелковника волосолистного выделены следующие возрастные периоды и состояния.

Латентный период представлен покоящимися семенами. Плод шелковника обычно определяют как многоорешек (см., например, Цвелёв, Гринталь, 2001), но иногда — как «многосемянка с носиком» (Каден, 1950). Он состоит из многочисленных (29—45) односеменных плодиков-орешков. Отдельные плодики-орешки имеют длину 1.2 мм, высоту 1.0 мм, овально-яйцевидную форму с поперечными морщинками по выпуклым краям и тонкий, загнутый книзу носик. Сверху орешки опушены короткими, отстоящими волосками. Семена шелковника волосолистного имеют недоразвитый, недифференцированный зародыш. Зрелые семена не сразу опадают с материнского растения, однако дальнейший рост зародыша в этих условиях не наблюдался. Семена подобного типа нуждаются в стратификации и нередко в период дозревания требуют воздействия иониженных температур (Николаева и др., 1985). Нами показано, что семена *Batrachium trichophyllum* обладают неглубоким или(и) промежуточным типом физиологического покоя и способны успешно прорастать в достаточно широком диапазоне температур (от 14 до 28 °С). При этом наибольший процент прорастания и наиболее высокая его энергия наблюдаются у семян, полностью покрытых водой. Сухое хранение в течение 4 мес. после сбора существенно ускоряет дозревание зародыша, так же как и стратификация, когда она происходит сразу после диссеминации (а не после периода сухого хранения). При этом существенно сокращается время прохождения начальных фаз развития (Лебедева, Лапиров, 2000). Прорастание у семян шелковника волосолистного надземное, гипокотилярное. В лабораторных условиях семена после 8 мес.

хранения и холодной стратификации проросли на 7 сут., позеленения зародыша не наблюдали. Всхожесть составила 74 %.

Прегенеративный период. В лабораторных условиях развитие проростка начинается после вскрытия орешка с острого конца по слегка заметной бороздке, находящейся на вентральной стороне. Через 2 сут. образуется узкая щель, через которую появляется первичный (зародышевый) корень, семя при этом лежит большей частью горизонтально. Через сутки семядоли освобождаются от семенной оболочки, постепенно вытягивается и гипокотиль. Семядоли нежно-зеленого цвета, продолговато-овальные, с дуговидным жилкованием. Их края плотно смыкаются в короткую семядольную трубку, где формируется и быстро развивается почечка. В течение 2 сут. семядоли остаются параллельно сложенными, а затем постепенно расправляются в горизонтальной плоскости, давая выход первому настоящему листу (рис. 1, *p*). Одновременно образуется и первый придаточный корень. Через 3—4 сут. появляется второй ассимилирующий лист и, параллельно с ним — второй придаточный корень, растущий от основания семядолей. Оба листа округлые, веерообразные, трехлопастные на длинном черешке. С появлением 3-го листа часто наблюдаются отмирание верхушки главного корня и дальнейшее образование придаточных корней от основания семядолей. Рост семядольных листьев продолжается 7—10 сут., за это время они достигают своей максимальной величины (до 4.5 мм). В этом периоде на базальном конце гипокотиля хорошо заметны многочисленные корневые волоски, образующие кольцевое опушение, которое при дальнейшем росте растения полностью исчезает. Эпикотиль на этом этапе развития выражен крайне слабо, узлы сближены и побег первого порядка розеточный. Постепенно начинают желтеть и отмирать семядольные листья и растение переходит в ювенильное возрастное состояние.

Следует отметить, что в природных местообитаниях особей семенного размножения нами было обнаружено крайне мало и в основном на глубинах от 5.0 до 10.0 см. Видимо, только небольшая часть семян способна прорасти вскоре после рассеивания с материнского растения, что подтвердили наши лабораторные исследования (Лебедева, Лапиров, 2000). Они показали, что у свежесобранных семян энергия прорастания и другие основные показатели прорастания гораздо ниже, чем у семян, прошедших стратификацию.

Ювенильные растения. В этом возрастном состоянии у шелковника волосолистного в составе розеточной части имеются листья разных размеров и разных стадий развития — 4—5 полностью развернутых (1.0—1.8), 2—3 полуразвернутых (0.5—1.0 см дл.) и 1—2 неразвернутых (0.2—0.5 см дл.). При этом первые 4—5 пар листьев располагаются супротивно по отношению к паре семядолей (рис. 1, *j*). На этом этапе сохраняется розеточный характер роста, поскольку «...на ранних, крайне важных для выживания этапах, образующиеся ассимиляты расходуются прежде всего на создание ассимиляционной поверхности и в меньшей степени на формирование стебля как вспомогательной структуры» (Марков, 1992: 8). Этот этап в онтогенезе шелковника волосолистного непродолжителен (в лабораторных условиях 10—12 сут.), но крайне важен, так как формирование розетки обеспечивает наилучшую защиту почки и быстрое развертывание метамеров побега.

В ювенильном возрастном состоянии у растений продолжают функционировать главный корень и некоторое количество придаточных корней, растущих от основания семядолей, из которых 1—2 контрактильные, которые частично втягивают в почву базальную часть побега. Другая немногочисленная часть корней шелковника — тонкие, питающие, почти лишенные корневых волосков, как у большинства водных растений.

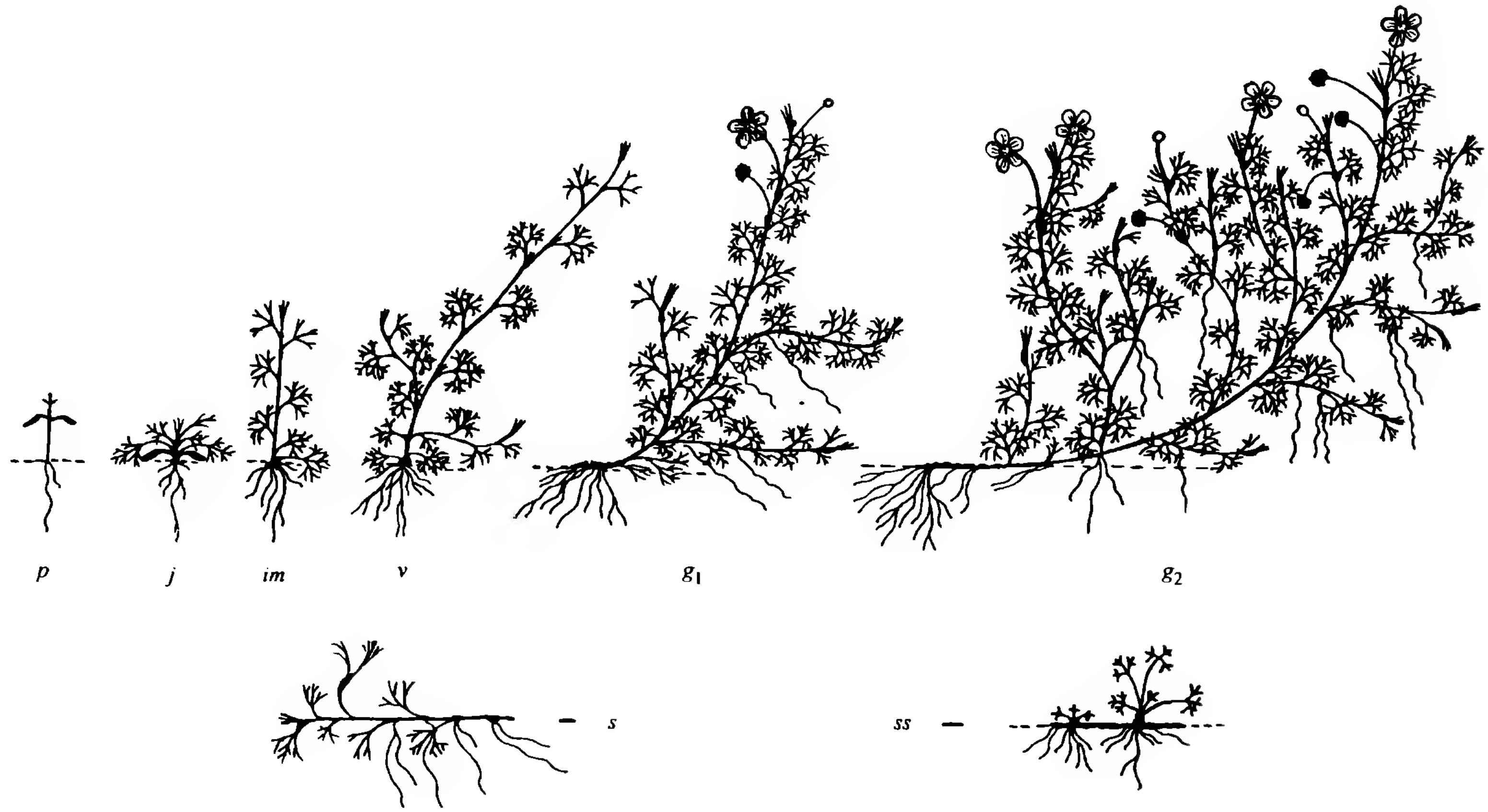


Рис. 1. Возрастные состояния *Batrachium trichophyllum* (Chaix) Bosch.

p — проросток, *j* — ювенильное, *im* — имматурное, *v* — виргинильное, g_1 — молодое генеративное, g_2 — средневозрастное генеративное, *ss* — субсенильное и *s* — сенильное возрастные состояния.

Имматурные растения. По мере нарастания молодых листьев (9—10) междоузлия начинают заметно удлиняться, побег вытягивается, супротивное листорасположение меняется на очередное. На этом этапе развития побег у шелковника моноподиальный, одноосный, нижняя зона побега образована укороченными междоузлиями розетки. Растение может достигать в длину 3.5—5.5 см (при благоприятных условиях больше), иметь междоузлия от 0.4—1.0 см и 5—8 листьев (рис. 1, *im*). При этом листья в розеточной части побега перегнивают. Зеленые ассимилирующие листья шелковника волосолистного, полностью погруженные в воду, многократно рассеченные на тонкие, нитевидные доли и имеющие длинный (до 1.0 см) черешок. Интересно отметить, что у листьев этого растения сохранился древний и примитивный тип жилкования листа — открытый, т. е. не завершающийся анастомозами, и дихотомическое ветвление их долей. Наблюдения за рядом постепенных изменений листовой пластинки в онтогенезе шелковника волосолистного (листовая серия) показали, что листья имматурных растений (так же как и ювенильных) резко отличаются от дефинитивных (типичных) листьев взрослого растения не только своими размерами, но и степенью сложности ветвления долей листа.

Виргинильные растения. Переход в виргинильное возрастное состояние сопровождается дальнейшим ростом растения, развитием корневой системы и началом ветвления. Характерной чертой этого периода является развитие системы моноподиального побега, в которой растения могут иметь кроме главного 2—3 боковых побега второго порядка ветвления, выходящих, как правило, из пазух листьев, расположенных в базальной части стебля (рис. 1, *v*).

При анализе виргинильных растений нами обнаружено, что боковые почки у шелковника волосолистного могут располагаться в пазухах каждого зеленого листа, а их количество, степень и темп развития напрямую зависят от мощности самого растения и благоприятности экологических условий. В связи с этим главная ось шелковника способна к неопределенно длительному росту и образованию все новых пазушных почек, а впоследствии и боковых побегов. Последние заметно слабее материнского побега, их образование протекает в акропетальной последовательности — чем выше ветви, тем они моложе. Моноподиальное ветвление сохраняется и на боковых побегах последующих порядков. Виргинильное растение при благоприятных условиях может достигать в длину 15—20 см, иметь 2—3 побега второго порядка длиной от 6 до 8 см и несущих по 4—5 листьев.

В этом возрастном периоде у шелковника волосолистного обнаруживаются зачатки придаточных стеблеродных корней, формирующихся на 2—3 узлах базальной части стебля. Эти корни, видимо, относятся к подузловым, так как располагаются под основанием кроющего листа. Заложение корней в стебле эндогенное, поскольку их зачатки расположены перпендикулярно к продольной оси материнского побега. На этом этапе развития ортотропный рост побега сменяется плагиотропным, а корневая система растения располагается горизонтально в поверхностных слоях субстрата.

Генеративный период. С переходом в генеративное состояние у растений моноподиальная форма роста сменяется на симподиальную. Это связано с постепенным формированием синфлоресценции. Причем наши наблюдения подтверждают точку зрения С. В. Ивановой (2002), что флоральную зону шелковника следует характеризовать как фрондозный монохазий, хотя внешне побег выглядит как моноподиальный с пазушными цветоносами. Поэтому, справедливо отмечают Н. Н. Цвелёв и А. Р. Гринталь (2001: 165), «...в действительности, каждый цветок заканчивает собой побег, симподиально замещающийся пазушным побегом...». При этом известно, что при длительном нарастании монохазиального типа в цимозных со-

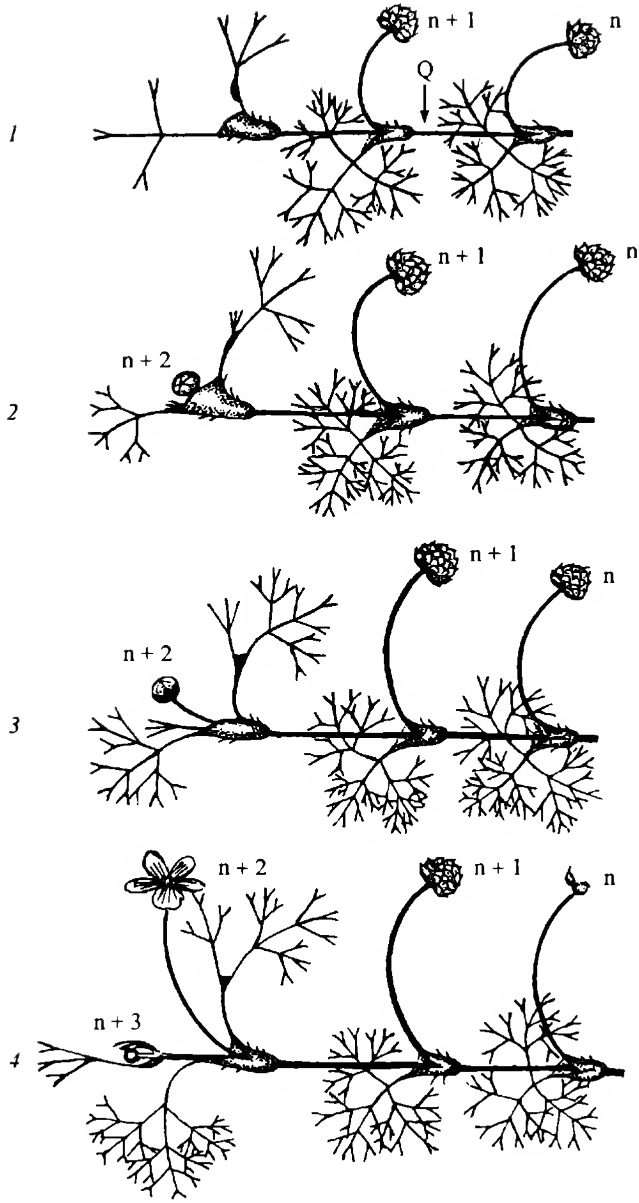


Рис. 2. Схема формирования синфлоресценции.

Q — составная ось главного побега; n, n + 1, n + 2, n + 3 — порядок ветвления генеративных побегов.

цветиях возникают составные оси-симподии (внешне похожие на моноподии), включающие побеги многих порядков (Старостенкова и др., 1990). Именно таким образом и происходит формирование фрондозного монохазия у шелковника (рис. 2).

В пределах генеративного периода можно выделить 3 группы особей: молодые, средневозрастные и старые генеративные.

Молодые генеративные особи сходны по мощности с виргинильными растениями и практически не отличаются от них, вплоть до появления соцветий. В молодом генеративном возрастном состоянии у шелковника волосолистного формируется второй тип побегов — цветоносные однолетние побеги. Цветоносы шелковника слегка загнуты назад и превышают длину листьев в 2—3 раза (рис. 2).

От появления бутона и до его распускаиия проходит обычно 5—7 дней. За это время цветонос достигает 5—6 см в дл., высоко приподнимая цветок над поверхностью воды. Чашечка и венчик 5-мерные, лепестки белого цвета от 0.3 до 0.5 см дл., имеющие открытую ярко-оранжевую нектарную ямку полулунной формы. В этом возрастном состоянии в верхней части главного побега образуются 1—2 цветоноса длиной от 3.0—5.5 см. Растение может достигать в длину от 30—50 см, иметь от 3 до 5 побегов второго порядка (от 10 до 15 см дл.), несущих от 10—12 зеленых листьев на разных стадиях развития. При этом увеличивается не только количество, но и размеры листьев и расчлененность их листовых нластинок. Равновильчатое дихотомическое ветвление листа усложняется.

Следует отметить, что высота растения, число метамеров побега, размеры листьев и черешков, количество боковых побегов и цветоносов могут варьировать в широких пределах и зависят от множества причин — глубины водоема, скорости течения, уровня воды в водохранилище и т. п. Так, в стрессовых условиях, при периодическом и неоднократном обсыхании водоема главный побег шелковника волосолистного может иметь только 1 укороченный цветонос в апикальной части. Другие пазушные почки остаются жизнеспособными, но боковых побегов не образуют.

В отличие от виргинильных у молодых генеративных растений в 2 раза увеличивается количество придаточных корней, среди которых появляются тонкие, неветвящисся корни, растущие от 2—3 нижних междоузлий. Главный корень почти полностью отгнивает, а в базальной части стебля легко обнаруживается зона укороченных междоузлий — утолщенная и более жесткая часть побега, служащая, по-видимому, для отложения запасных питательных веществ.

Средневозрастные генеративные растения. В этом возрастном состоянии шелковник волосолистный достигает максимальной мощности. Симподиальное нарастание главного и боковых побегов приводит к формированию сложных систем 4—8 порядков ветвления (рис. 1, g_2). Цветущее растение достигает длины 60—70 см, формируя на главном побеге 6—8 цветоносов последовательных порядков, а на боковых побегах — 4—6. Междоузлия базальной части материнского побега вытягиваются до 12.5 см, стеблеродные придаточные корни удлиняются до 15.0—20.0 см, их количество только на главном побеге может достигать 9—11. Утолщаются придаточные корни, находящиеся в базальной части стебля и закрепляющие полегающий стебель в субстрате.

Следует отметить, что в этом возрастном состоянии у шелковника волосолистного активизируется процесс корнеобразования: начинается формирование придаточных корней не только на базальной, но и от средней части побега. На этом этапе формируется не 1, а 2—3 придаточных подузловых корня. Кроме того, начинается развитие и междоузлиевых корней (как правило, одного).

Ранее мы отмечали, что главный (материнский) побег шелковника волосолистного развивается раньше боковых нобегов, но те проходят свой цикл развития настолько быстро, что зацветают практически одновременно с главным. Зацветание у *Batrachium trichophyllum* приурочено к первой половине мая. Цветут растения зачастую обильно и дружно до конца июня. Осыпание семян начинается в июле и продолжается до сентября. Семенная продуктивность растений значительно варьирует, в среднем составляя 300—500 плодиков на одно растение.

Наши наблюдения показали, что семена в соцветиях, расположенных на боковых побегах, часто не успевают сформироваться до конца вегетационного сезона, и главным поставщиком семян являются соцветия, расположенные на главном (материнском) побеге.

В средневозрастном генеративном состоянии у шелковника волосолистного постепенно начинается и далее быстро прогрессирует процесс отгнивания стеблевых листьев, появление абортивных цветков, укорачивание вновь образующихся междоузлий до 0.5—0.3 см, а также побурение стебля на 2/3 своей длины.

В старом генеративном состоянии начинается поздняя морфологическая дезинтеграция (терминология по Смирновой и др., 1976). При этом идет процесс последовательного отмирания ассимилирующих листьев, а главный побег чернеет более чем на 2/3. В дальнейшем процесс дезинтеграции прогрессирует, и уже в середине июля мы обнаруживали в зарослях шелковника большое количество автономных побегов с придаточными корнями, разносимых течением по всему водоему. Их длина в среднем составляла от 10.0 до 15.0 см, количество ассимилирующих листьев от 8—10, примерно такое же количество и придаточных корней, идущих от всех узлов, исключая 1—2 самых верхних. Эти автономные побеги своим внешним видом напоминают растения, находящиеся в имматурном возрастном состоянии (рис. 1, *ss*).

Постгенеративный период. Со второй половины июля и до начала сентября, когда процесс дезинтеграции неуклонно нарастает и постепенно ведет к потере морфологической и физиологической целостности, растение переходит в постгенеративный период, включающий субсенильное и сенильное возрастное состояние. Переход из субсенильного состояния в сенильное происходит достаточно быстро и в итоге остаются четко обособленные структурные элементы, способные после успешной перезимовки к самостоятельному существованию и развитию. Они представляют собой участки побега, несущие 3—4 листа и(или) небольшой участок базальной части главного побега с довольно мощно развитой корневой системой, состоящей из придаточных корней, закрепляющих этот структурный элемент в субстрате. При откапыванци последнего нами обнаружены на нем 2—3 слабо развитые розетки с мелкими листьями, по размерам соответствующие ювенильным растениям (рис. 1, *s*). Это пример реверсии на более ранние этапы онтогенеза, который сопровождается глубоким омоложением растения. Подобное же явление было обнаружено и у *Plantago major* (Жукова, 2001).

Интересно, что начиная с конца сентября на мелководье Рыбинского водохранилища мы находили единичные проростки шелковника волосолистного, имеющие главный корень длиной около 2 см, тонкий гипокотиль 1 см и 2 семядоли ярко-зеленого цвета. Через 7—9 дней у проростка появлялся первый настоящий ассимилирующий лист на тонком черешке. Возможно, именно в таком состоянии проростки зимуют (Бобров, устное сообщение), а весной следующего вегетационного периода семядоли отмирают и формируется розетка длинночерешковых листьев.

Таким образом, при исследовании онтогенеза шелковника волосолистного нами выделено и описано 4 периода — латентный, прегенеративный, генеративный, постгенеративный, а также 10 онтогенетических (возрастных) состояний. Латентный период представлен покоящимися семенами, прегенеративный — проростками, ювенильными, имматурными и виргинильными возрастными состояниями, генеративный — молодыми, средневозрастными и старыми генеративными. Постгенеративный период — субсенильным и сенильным возрастными состояниями.

Шелковник волосолистный можно отнести к полурозеточным кистекорневым растениям с непродолжительной (ювенильной) розеточной фазой в онтогенезе. Розеточный моноподиально нарастающий побег на начальных этапах развития постепенно сменяется удлиненными безрозеточными моноциклическими побегами — во взрослом состоянии.

Характерными чертами шелковника волосолистного являются высокая скорость онтогенеза, свойственная многим водным растениям, поздняя (сенильная) неспециализированная дезинтеграция. Кроме того, в процессе индивидуального развития ярко выражены усложнение расчлененности листовых жилок на восходящей ветви онтогенеза и возврат к листьям ювенильного типа в постгенеративном периоде. Подводный образ жизни шелковника отразился как на морфологии отдельных органов, так и на ритме развития и онтогенезе растения. Онтогенез можно характеризовать как полный, с коротким прегенеративным и продолжительным (до 3 мес.) генеративным периодами.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Барыкина Р. П. Особенности структуры развития водных лютиков // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1988. Т. 93. Вып. 2. С. 134—144.

Жукова Л. А. Многообразие путей онтогенеза в популяциях растений // Экология. 2001. № 3. С. 169—176.

Иванова С. В. О таксономической ценности морфологических признаков генеративных органов видов подрода *Batrachium* (DC.) Peterm. (*Ranunculaceae*) // Вестн. Чувашского гос. пед. ун-та. 2002. № 8(32). С. 46—49.

Каден Н. Н. Плоды и семена среднерусских лютикоцветных // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1950. Т. 55. Вып. 6. С. 71—90.

Лебедева О. А., Лапиров А. Г. К биологии *Batrachium trichophyllum* (Chaix) Bosh: особенности прорастания семян и начальных этапов развития проростка в лабораторных условиях // Биол. внутр. вод. 2000. № 4. С. 14—20.

Марков М. В. Структура и популяционная биология малолетних растений центра Русской равнины: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1992. 35 с.

Николаева М. Г., Разумова М. В., Гладкова В. Н. Справочник по проращиванию покоящихся семян. Л., 1985. 348 с.

Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1950. Вып. 6. С. 7—204.

Смирнова О. В., Заугольнова Л. Б., Торопова Н. А., Фаликов Л. Д. Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений различных биоморф // Ценопопуляции растений (Основные понятия и структура). М., 1976. С. 14—43.

Старостенкова М. М., Гуленкова М. А., Шафранова Л. М., Шорина Н. И. Учебно-полевая практика по ботанике. М., 1990. 191 с.

Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляции как функция времени и энергетических процессов // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1975. № 2(134). С. 7—35.

Цвелёв Н. Н., Гринталь А. Р. Шелковник — *Batrachium* (DC.) S. F. Gray // Флора Восточной Европы. СПб., 2001. Т. 10. С. 165—174.

Cook C. D. K. A monographic study of *Ranunculus* subgenus *Batrachium* (DC.) A. Gray // Mitt. Bot. Staatssamml. München, 1966. Bd 6. S. 47—237.

SUMMARY

The ontogenesis of a submerged pseudoannual *Batrachium trichophyllum* (Chaix) Bosch is described. 4 periods (latent, pregenerative, or virginile, generative and postgenerative) and 10 ontogenetic (age) stages are distinguished and described in the species ontogenesis. *B. trichophyllum* is a semirosette shoot plant with a racemose root system, with a short (juvenile) rosette stage in the ontogenesis. The species is characterized by a high rate of the ontogenesis as typical of many aquatic plants, and by a late (senile) nonspecialized fragmentation. The ontogenesis of the plant is complete, with a short pregenerative and a long (up to 3 months) generative period.

ТОМ 90 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 2005, № 11

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.893.2

© А. П. Меликян, А. И. Константинова

ВЕРОЯТНЫЕ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ РОДА *ACTINOTUS* (*UMBELLIFERAE—HYDROCOTYLOIDEAE*) НА ОСНОВАНИИ ДАННЫХ СРАВНИТЕЛЬНОЙ КАРПОЛОГИИ

A. P. MELIKIAN, A. I. KONSTANTINOVA. POSSIBLE PHYLOGENETIC CONNECTIONS OF THE GENUS *ACTINOTUS* LABILL. (*UMBELLIFERAE—HYDROCOTYLOIDEAE*) ACCORDING TO THE DATA OF COMPARATIVE CARPOLOGY

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова, биологический ф-т
119992 Москва, Воробьевы горы
E-mail: alkonst@mail.ru
Поступила 06.12.2004
Окончательный вариант получен 21.02.2005

Род *Actinotus* Labill., который в большинстве современных систем включен в состав *Umbelliferae—Hydrocotyloideae*, значительно отличается от других представителей этого подсемейства и всего сем. *Umbelliferae* в целом не только совершенно иным способом формирования завязи, но и многими признаками строения плода. Имея в карпологическом отношении очень мало сходства с родом *Xanthosia* Rudge, с которым его обыкновенно сближают, рассматривая в составе *Umbelliferae—Hydrocotyloideae*, *Actinotus* демонстрирует еще меньше общих особенностей строения плода с представителями *Umbelliferae—Apioideae*, *Umbelliferae—Saniculoideae*, *Araliaceae*, а также *Cornaceae* s. l. Изучив морфологические и анатомические признаки зрелых плодов 4 видов рода *Actinotus* (*A. helianthi* Labill., *A. forsythii* Maiden et Betche, *A. leucocephalus* Benth., *A. minor* (Sm.) DC.) и опираясь на сведения, накопленные в литературных источниках, авторы считают целесообразным обособить этот род в составе отдельного монотипного сем. *Actinotaceae* A. Konstantinova et Melikian, рассматриваемого нами как fam. incertae sedis в составе подкласса *Asteridae*.

Ключевые слова: филогения, строение плода, *Umbelliferae—Hydrocotyloideae*, *Actinotus*, *Actinotaceae*.

Небольшой род *Actinotus*, включающий около 20 видов, ограничен в своем распространении Австралией и Океанией, подавляющее же большинство видов встречается на Австралийском континенте (Webb, 1980). Представители *Actinotus* — небольшие травянистые растения с характерным бархатистым опушением. Обладая настоящими псевдантиями на длинных цветоносах, они отдаленно напоминают *Astrantia* L. (Froebe, Ulrich, 1978; Froebe, 1979). Многие, но не все виды *Actinotus* андромоноэцичны, причем мужские цветки либо скучены по периферии плотно скомпонованных корзинок (Webb, 1980), либо распределены вперемешку с обоеполыми цветками (Magin, 1978). Соцветия окружены венцом густо опушенных, редко почти голых, как у *Actinotus bellidoides* (Hook. f.) Benth., прицветных листьев (Webb, 1980). Наибольшим постоянством признаков отличается андроцей, наименьшим — околоцветник. Сохраняющаяся при плодах чашечка может быть как раздельно (*A. helianthi* Labill.), так и полностью спайнолистной (*A. forsythii* Maiden et Betche, *A. leucocephalus* Benth.). Венчик значительно редуцирован, вплоть до 1 лепестка у *A. minor* (Sm.) DC. (Magin, 1978); признаки, характеризующие завязь (локализация проводящих пучков, симметрия, опушение) также весьма вариабельны (Magin, 1977, 1978). Плоды — схизокарпии, редуцированные до одного функционирующего мерикарпия (Webb, 1980).

Actinotus, описаный J. J. Labillardiere (1805) в рамках *Pentandria Monogynia*, в дальнейшем наиболее часто рассматривали в составе *Umbelliferae—Hydrocotyloideae* (Baillon, 1880; Rompel, 1895; Drude, 1898; Berlioz, 1917; Козо-Полянский, 1924; Pimenov, Leonov, 1993). Действительно, общий план строения перикарпия сближает *Actinotus* с представителями именно этого подсемейства зонтичных. Как и у всех *Hydrocotyloideae*, в перикарпии плодов растений этого рода хорошо выражен сплошной футляр склеренхиматизированного эндокарпия, окружающий семенную полость, а также примыкающий к нему слой кристаллоносных клеток с кристаллами характерной ромбической формы. С другой стороны, *Actinotus* значительно отличается от *Hydrocotyloideae* по типу своего односеменного невскрывающегося плода. Такие явно вторичные, производные формы встречаются среди представителей *Umbelliferae* в подсем. *Saniculoideae* (*Lagoecia* L., *Petagnaea* Caruel), но не *Hydrocotyloideae*, в связи с чем некоторые исследователи относили *Actinotus* к *Saniculoideae* (Candolle, 1829, 1830; Bentham, 1867). Наконец, N. Magin (1978) на основании изучения морфологических особенностей цветка и в первую очередь развития гинецея, пришел к выводу о нецелесообразности включения *Actinotus* в состав *Umbelliferae* в целом. Таким образом, вопрос о систематическом положении рода и о его возможных филогенетических связях остается открытым.

Ценность карпологических признаков для систематики *Umbelliferae* общеизвестна (Baillon, 1880; Roth, 1977; Тихомиров, Константинова, 2000), а между тем данные об особениостях строения плода и семени у *Actinotus* весьма отрывочны (Rompel, 1895; Berlioz, 1917; Konstantinowa, 1997) и, таким образом, нуждаются в детализации и последующем обобщении. Поэтому целью настоящего исследования является попытка уточнения места рода *Actinotus* в системе цветковых растений на основании анализа данных карпологии.

Материал и методика

В настоящей работе приводятся результаты, полученные при исследовании плодов 4 видов рода *Actinotus*. Материал был получен из Гербария Ботанического института РАН (LE). Его готовили по общепринятой методике, предварительно выдерживая в смеси спирт : глицерин : вода (1 : 1 : 1) в течение нескольких суток; срезы изготавливали на микротоме и от руки. С целью выяснения степени лигнификации клеточных оболочек, а также содержания дубильных веществ, жиров и крахмала были проведены соответствующие гистохимические реакции (Прозина, 1960; Фурст, 1979; Барыкина и др., 2000). Анатомию плодов изучали на временных и постоянных препаратах с использованием световых микроскопов МБР-1 и АУ-12; рисунки выполнены при помощи рисовального аппарата РА-1. Ультраскульптура поверхности перикарпия, а также срединные поперечные срезы исследованы с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) HITACHI S 405A при различных увеличениях (в диапазоне от 100 до 2000) ио стандартной методике.

Результаты

Плод *Actinotus* — односеменной невскрывающийся, овальный в очертании, густо опушенный длинными волосками (рис. 1). Одна сторона его более или менее плоская, другая — противоположная — выпуклая. Ребра в числе 5: боковые наибо-

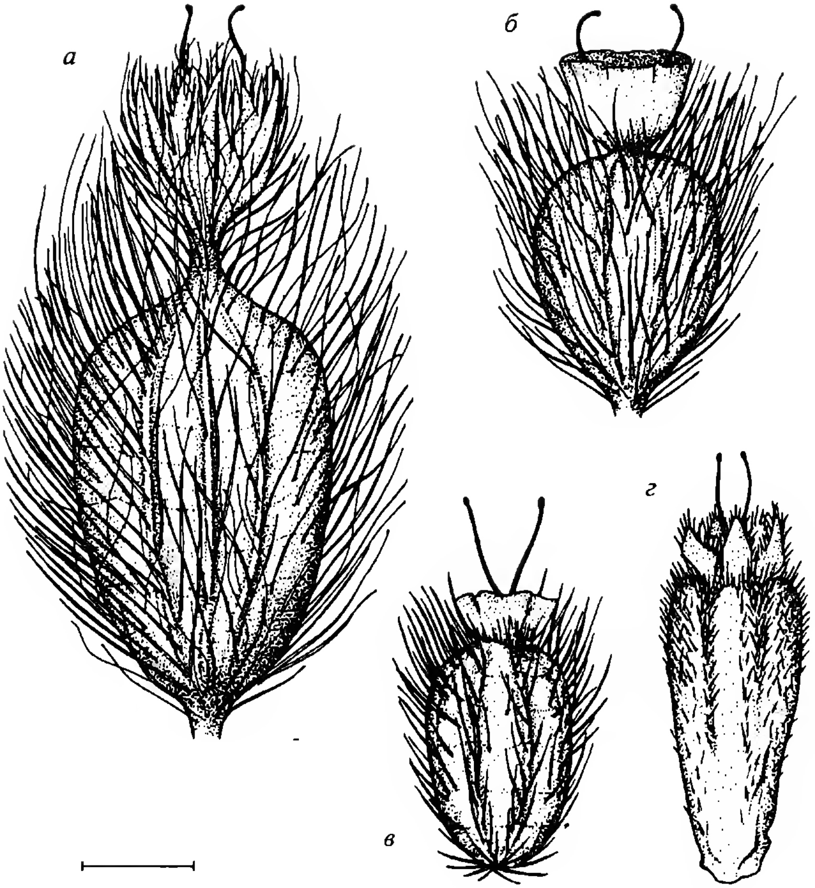


Рис. 1. Внешний вид плодов *Actinotus helianthi* (*а*), *A. leucocephalus* (*б*), *A. forsythii* (*в*), *A. minor* (*г*). Масштабная линейка — 1 мм.

лее хорошо выраженные, килевидные; дорсальное и оба вентральных — слабовыступающие, нитевидные (рис. 1). В плодах *A. helianthi* просматривается обычно 8—9 таких ребер. Чашелистики срастаются только при основании (*A. helianthi*, *A. minor*) или по всей своей длине (*A. leucocephalus*, *A. forsythii*) (рис. 1). Волоски равномерно распределены по всей поверхности перикарпия (*A. helianthi*, *A. leucocephalus*) либо сосредоточены преимущественно на ребрах (*A. forsythii*, *A. minor*). Трихомы ветвящиеся, причем лучи второго порядка могут быть хорошо развитыми и по длине почти сопоставимыми с главным лучом, от которого они отходят (*A. helianthi*) (рис. 2, *б*), могут выглядеть значительно укороченными (*A. minor*) (см. таблицу-вклейку, *в*), а иногда выступают лишь как бугорки, образуя своеобразную неровную «кайму» на луче первого порядка (*A. leucocephalus*, *A. forsythii*) (рис. 2, *ж*). Поверхность плода бугристая: каждый бугорок представляет собой наружную поверхность стенки клетки экзокарпия и в свою очередь испещрен бороздками (струйчатый микрорельеф (рис. 2, *г*)), лишь у *A. minor* бугорки ровные, неструктурированные (см. таблицу-вклейку, *б*). Плоды *A. helianthi* и *A. leucocephalus* красновато-бурые благодаря присутствию флобафенов в клетках экзокарпия. Однако общая окраска плода из-за наличия густого опушения часто не соответствует цвету поверхности перикарпия: так, *A. helianthi* выглядит очень светлым, почти белым, а *A. leu-*

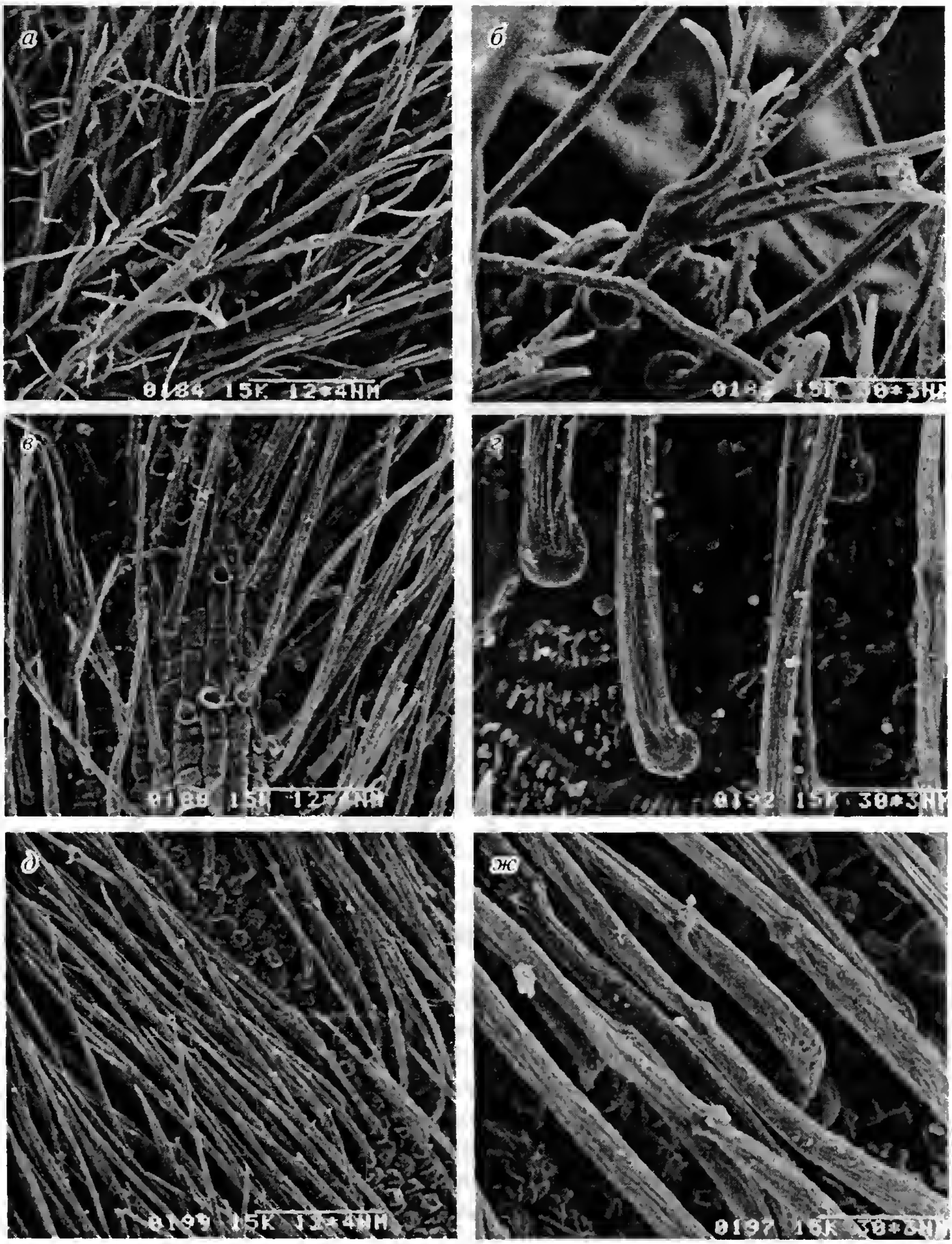


Рис. 2. Трихомы на поверхности плодов рода *Actinotus*.

а — *A. helianthi*, ×250; *б* — *A. helianthi*, ×1000; *в* — *A. leucocephalus*, ×250; *г* — *A. leucocephalus*, ×1000; *д* — *A. forsythii*, ×250; *ж* — *A. forsythii*, ×1000.

cocephalus — рыжеватым. Стилодии, сросшиеся при основании, в зоне срастания нередко опушенные. Четко оформленные нектарники присутствуют у всех 4 исследованных видов, однако локализация их существенно различается (см. таблицу).

На поперечном срезе через середину плод трапециевидно-эллиптический или почти треугольный (см. таблицу-вклейку, *г*). Перикарпий может быть условно по-

Основные признаки строения плодов видов рода *Actinotus*

Признаки	Виды			
	A. helianthi	*A. leucocephalus*	*A. forsythii*	*A. minor*
Размер и форма плода (длина указана без учета ножки чашечки, самой чашечки, а также плодоножки)	Плод 4—4.5 × 2—2.3 мм, в очертании с боков широко-овальный, плавно переходящий в плодоножку	Плод 2.5—3 × 2—2.3 мм, в очертании обратно-яйцевидный, плавно переходящий в плодоножку	Плод 2—2.5 × 1.5—1.8 мм, в очертании с боков овальный, резко суженый в плодоножку	Плод 2.5—3 × 1.2—1.5 мм, узко-обратно-яйцевидный, к подстолбию несколько расширенный
Равномерность опушения плода	Волоски густо и относительно равномерно расположенные	Волоски густо и относительно равномерно расположенные	Волоски в основном вдоль ребер	Волоски в основном вдоль ребер, наиболее густые в верхней части плода
Ультраскульптура поверхности плода и особенности волосков	Очертания клеток экзокарпия с поверхности округлые, микрорельеф их струйчатый; волоски с мощным вздутым основанием и с хорошо развитыми боковыми лучами	Очертания клеток экзокарпия с поверхности прямоугольные или ромбические, микрорельеф их струйчатый; волоски с мощным вздутым основанием и слабовыраженными, укороченными боковыми лучами	Очертания клеток экзокарпия с поверхности округлые или квадратные, микрорельеф их струйчатый; волоски с мощным вздутым основанием и слабовыраженными, укороченными боковыми лучами	Очертания клеток экзокарпия с поверхности прямоугольные или квадратные, микрорельеф их не выражен, поверхность гладкая; волоски с боковыми укороченными лучами
Число ребер плода	8—9	5	5	5
Размеры чашечки; степень срастания и опушенность чашелистиков при плоде; наличие ножки чашечки (рис. 1)	Чашечка на ножке (0.5—0.8 мм), до 1.2 мм дл. Срастание неполное, зубцы свободные на 1/3 своей длины, по краю опушенные	Чашечка сидячая, до 1 мм дл., цельнокрайная, так как чашелистики срослись по всей длине, голые	Чашечка сидячая, до 0.5 мм дл., цельнокрайная, так как чашелистики срослись по всей длине, голые	Чашечка сидячая, до 0.7 мм дл. Чашелистики сросшиеся лишь при основании, по краю опушенные
Локализация нектарников	На стилодиях, выше зоны срастания	В зоне срастания стилодиев	При основании сросшихся стилодиев, на подстолбии	При основании сросшихся стилодиев, на подстолбии
Длина и опушение стилодиев	Стилодии до 2.8 мм дл., голые на всем протяжении	Стилодии до 1.5 мм дл., опушенные только в зоне срастания	Стилодии до 1.5 мм дл., голые на всем протяжении	Стилодии до 1 мм дл., опушенные только в зоне срастания

Продолжение таблицы

Признаки	Виды			
	A. helianthi	*A. leucocephalus*	*A. forsythii*	*A. minor*
Форма плода на поперечном срезе через середину	Эллиптическая	Трапециевидная	Трапециевидная	Треугольная
Содержание дубильных веществ (флобафенов) в клетках экзокарпия	Некоторые клетки экзокарпия характеризуются наличием флобафенов	Все клетки экзокарпия характеризуются наличием флобафенов	Флобафены обычно отсутствуют	Флобафены обычно отсутствуют
Мощность мезокарпия (количество слоев)	В межреберных участках включает 4—5 слоев клеток, в районах ребер — 6—8	В межреберных участках включает 3—4 слоя клеток, в районах ребер — 7—9	В межреберных участках включает 3—4 слоя клеток, в районах ребер — 6—8	В межреберных участках включает 2—3 слоя клеток, в районах ребер — 7—9
Величина кристаллов оксалата кальция	Мелкие	Крупные, почти в 2—3 раза превышающие по величине размеры кристаллов в перикарпии других видов	Мелкие	Мелкие
Мощность косточки	3—5 слоев волокон: наружные, примыкающие к мезокарпию, ориентированы в продольном, внутренний — преимущественно в тангентальном направлениях	5—7 слоев волокон: наружные, примыкающие к мезокарпию, ориентированы в различных направлениях, внутренний — преимущественно в тангентальном	4—6 слоев волокон: наружные, примыкающие к мезокарпию, ориентированы в различных направлениях, внутренний — преимущественно в тангентальном. В ребрах имеются мезокарпические комплексы склеренхимы	4—6 слоев волокон: наружные, примыкающие к мезокарпию, ориентированы в различных направлениях, внутренний — преимущественно в тангентальном

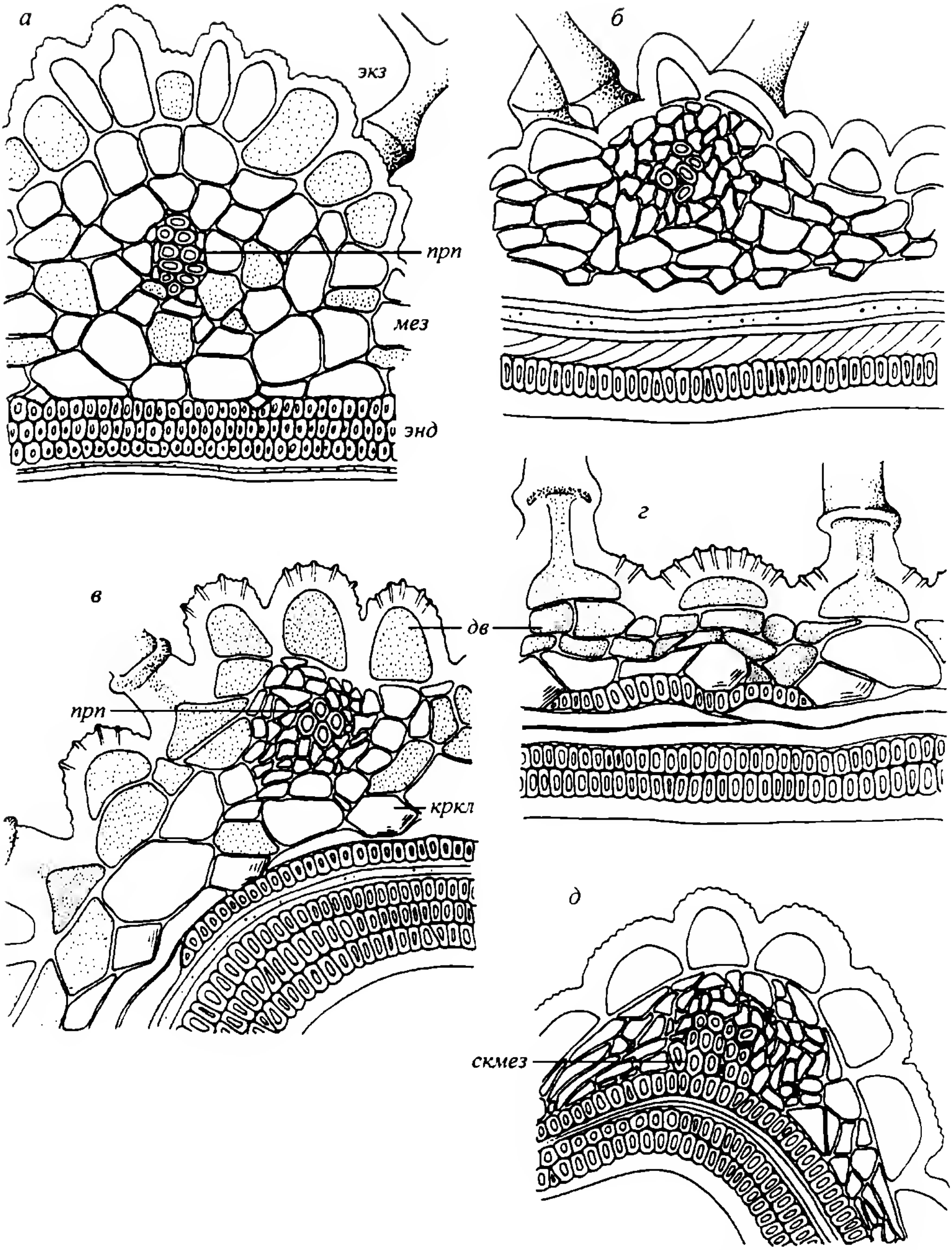


Рис. 3. Фрагменты поперечных срезов перикарпия в районах ребер у *Actinotus helianthi* (*а*), *A. minor* (*б*), *A. leucocephalus* (*в*), *A. forsythii* (*д*) и в межреберном участке у *A. leucocephalus* (*г*).

Остальные обозначения — в тексте.

дразделен на 3 четко выраженные анатомо-топографические зоны. Экзокарпий однослойный, из очень крупных, слегка вытянутых в тангентальном направлении или почти квадратных клеток, покрытых толстым слоем кутикулы (рис. 3; см. таблицу-вклейку, *д*, *ж*). Клетки эти могут содержать дубильные вещества (*A. helianthi* (рис. 3, *а*), *A. leucocephalus* (рис. 3, *в*, *г*)), а некоторые из них дают начало трихомам (рис. 3, *б*—*г*; см. таблицу-вклейку, *ж*). Мезокарпий достаточно тонкий, из небольшого числа слоев, клетки которых также иногда заполнены флобафенами. Проводящие пучки — из нескольких проводящих элементов или незаметные, полностью облитерированные. Реберных секреторных канальцев, столь характерных для перикарпия представителей *Hydrocotyloideae*, не обнаружено (рис. 3, *а*—*в*). Вокруг пучков локализованы комплексы мелких, частично разрушающихся в ходе развития плода флобафенсодержащих клеток (*A. leucocephalus* — рис. 3, *в*). Мезокарпий *A. forsythii* целиком составлен мелкими клетками, поэтому контраста между окружающими пучки комплексами и клетками остальной части мезокарпия не наблюдается (рис. 3, *д*). В перикарпии *A. helianthi* все паренхимные клетки одинаково крупные (рис. 3, *а*). Самый внутренний слой, вплотную примыкающий к волокнам эндокарпия, — кристаллоносный. Кристаллы имеют ромбическую форму и весьма варьируют по величине: самые крупные кристаллы отмечены нами у *A. leucocephalus* (рис. 3, *в*, *г*). Эндокарпий («косточка» — pyren) мощный, склеренхиматизированный, представленный слоями волокон, ориентированными в различных направлениях. Самый внутренний, примыкающий к спермодерме слой образован тангентально направленными волокнами (рис. 3; см. таблицу-вклейку, *д*, *ж*); в области боковых ребер волокна всех слоев приобретают обычно параллельную продольной оси плода ориентацию. В образовании косточки у некоторых видов (*A. forsythii*) принимают участие также клетки мезокарпия, и она, таким образом, характеризуется смешанным, «мезо-эндокарпическим» происхождением (рис. 3, *д*; см. таблицу-вклейку, *д*). Семенная кожура из 1—2 слоев значительно деформированных клеток, границы между которыми, как правило, не просматриваются (см. таблицу-вклейку, *ж*).

Обсуждение

В результате сравнительного морфолого-анатомического исследования плодов 4 видов рода *Actinotus* (см. таблицу) нами отмечено чрезвычайное их своеобразие, нашедшее свое выражение: первое — в специфической ультраструктуре поверхности плода и весьма характерном опушении; второе — во внешних, морфологических особенностях его строения, таких как наличие обособленных нектарников, срастании стилодиев и др.; третье — в анатомическом строении перикарпия (малой мощности мезокарпия, полном отсутствии реберных секреторных канальцев, сильном развитии экзокарпия, клетки которого по своим размерам могут превышать толщину всей зоны мезокарпия и почти равняться всей остальной части перикарпия); и, наконец, в самом типе односеменного невскрывающегося плода, так не характерного для *Umbelliferae* в целом.

J. Berlioz (1917) полагает, что завязь и плод *Actinotus* формируются 2 плодолистиками, о чем свидетельствует наличие 2 одинаково развитых стилодиев, а присутствие 1 семенного гнезда обусловлено недоразвитием межгнездной перегородки. Аналогичным образом, по Berlioz, развивается плод *Petagnaea* (*Umbelliferae—Saniculoideae*), а одногнездная завязь представителей рода *Lagoecia* (*Umbelliferae—Saniculoideae*) формируется совершенно иначе — в результате атрофии одного плодолистика. Сам Berlioz (1917) настаивает на сближении *Actinotus* с представителями *Hydrocotyloideae*, исходя из особенностей гистологической структуры перикарпия этого рода, его географического распространения и др.

Действительно, сам по себе факт формирования у *Actinotus* псевдомономерного гинецея и впоследствии плода не может служить препятствием для включения этого рода в состав *Umbelliferae— Hydrocotyloideae*. Принимая во внимание существование в рамках порядка *Araliales* параллельных путей эволюционного развития (Тихомиров, Константинова, 1995), правомерно было бы предположить, что псевдомерные плоды как структуры высоко специализированные могут возникать разными путями в разных эволюционных ветвях, берущих начало в разных подсемействах *Umbelliferae*. Достигнув определенного эволюционного уровня, они приобретают дополнительный набор общих, сближающих их конвергентных черт высокой специализации и в то же время сохраняют в строении своих репродуктивных органов некоторые признаки предковых форм, т. е. основные характеристики исходного подсемейства.

Однако Magin (1977, 1978) показал, что *Actinotus* формируется весьма необычным для представителей *Umbelliferae* способом — из завязи, на всем своем протяжении характеризующейся симпликатным строением и изначальным отсутствием межгнездной перегородки. Между тем хорошо известно, что и у *Araliaceae*, и у *Umbelliferae* завязь на большем своем протяжении имеет синасцидиатное строение, а симпликатный ее участок очень невелик. Этот факт, по мнению Magin (1978), заставляет усомниться в принадлежности *Actinotus* не только к семейству зонтичных, но и вообще к порядку аралиевых в целом.

Результаты проведенного исследования вынуждают нас согласиться с N. Magin, что *Actinotus*, вероятно, до сих пор не занял надлежащего места в системе покрытосеменных растений. Если включение *Actinotus* в состав *Umbelliferae—Hydrocotyloideae* все-таки имеет под собой некоторые основания, в первую очередь — гистологические особенности строения перикарпия, то в рамках этого подсемейства сближение *Actinotus* с *Xanthosia* Rudge и *Schoenolaena* Bunge (Drude, 1898), основанное лишь на признаках опушенности плода и наличия сохраняющейся при нем крупной чашечки, выглядит весьма сомнительным. Иными словами, если уж *Actinotus* и находит свое место в системе *Hydrocotyloideae*, то обнаружить какие-либо связи его с другими родами внутри этого подсемейства зонтичных не удается, так что положение его в подтрибе *Xanthosiinae* (Drude, 1898) следует признать весьма и весьма условным. Поэтому среди представителей *Hydrocotyloideae* этот род неизбежно оказывается в некотором «таксономическом вакууме». И не только односеменной невскрывающийся плод, столь нехарактерный для *Hydrocotyloideae* и *Umbelliferae* в целом, ставит *Actinotus* в подобное обособленное положение, но также специфические признаки опушения, развивающаяся под чашечкой у *A. helianthi* ножка, сросшиеся в основании стилодии, морфологически четко обособленные нектарники, особенности клеток экзокарпия, отсутствие реберных канальцев в перикарпии, а самое главное — характер заложения и развития гинецея (Magin, 1978).

По типу соцветия *Actinotus* можно сравнить скорее с *Saniculoideae*, нежели с *Hydrocotyloideae* (Froebe, Ulrich, 1978; Froebe, 1979); к тому же именно среди саникулоидных встречаются представители с псевдомономерными плодами — *Petagnaea* и *Lagoecia*. Однако у всех без исключения представителей *Saniculoideae* один или несколько (*Actinolema* Fenzl) самых внутренних слоев перикарпия составлены паренхимными клетками с неутолщенными неодревесневшими оболочками, а механические ткани, если они имеются, локализованы ближе к периферии плода, к его экзокарпию. Так, зона прозенхимных механических элементов в плодах *Petagnaea* локализована в срединных слоях перикарпия, а перикарпий *Lagoecia* почти полностью лишен склеренхимной составляющей, если не учитывать волокна, входящие в состав дериватов проводящих пучков. У видов *Actinotus*, напротив, мощный футляр волокон — эндокарпий или «косточка» — непосредственно примыкает к семенной кожуре.

Итак, по нашему мнению, поскольку особенности развития цветка и способ образования завязи — показатели чрезвычайно важные, в конечном итоге обусловливающие тип и особенности плода, игнорировать их при выработке взглядов на структуру системы нельзя. Гистологические особенности строения перикарпия, безусловно, имеют значительный таксономический вес, однако присутствие деревянистой косточки во внутренних слоях перикарпия — признак, характеризующий все плоды, называемые «костянками» или «пиренариями», независимо от типа завязи, из которой они произошли. Поэтому включать *Actinotus* в состав *Hydrocotyloideae* только потому, что внутренние слои перикарпия оказываются составленными одревесневшими волокнами, а по периферии косточки залегает кристаллоносный слой, думается, нецелесообразно. Нецелесообразно также было бы полностью проигнорировать этот признак и причислить *Actinotus* к *Saniculoideae*, в особенности потому, что наличие хотя бы однослойного паренхиматического эндокарпия, которым *Actinotus* не обладает, можно рассматривать как универсальную характеристику всех без исключения представителей *Umbelliferae—Apioideae* и *Umbelliferae—Saniculoideae.*

Анализируя возможные связи *Actinotus* с видами и родами сем. *Araliaceae* как наиболее близкого к зонтичным, следует отметить, что у представителей этого семейства крайне редко встречаются односеменные плоды (*Arthrophyllum* Blume, *Eremopanax* Baill.), к тому же значительно отличающиеся от плодов *Actinotus*. Не удается отметить существование близких этому роду представителей и среди более многочисленных видов аралиевых с самым разным числом гнезд завязи и соответственно семенных полостей плода.

Односеменные невскрывающиеся плоды широко распространены у чрезвычайно разнообразных представителей порядка *Cornales*. Сравнение карпологических особенностей *Actinotus*, с одной стороны, и *Cornales* — с другой, кажется нам весьма правомерным в связи с близостью этого порядка к порядку *Araliales* и, следовательно, к сем. *Umbelliferae*. Для кизиловых в целом характерен сочный односеменной пиренарий с хорошо дифференцированным, обычно многослойным перикарпием, разделенным на гипантиальную и карпеллярную части (Трифонова, Ембатурова, 2000; Ембатурова, 2002). В то время как сочная его часть ответственна прежде всего за накопление влаги и за привлечение распространителей, единицей диссеминации является многослойная косточка и находящееся в ней семя, покрытое весьма тонкой, сдавленной и обычно лишенной механических элементов семенной кожурой (Netolitzky, 1926). Иную структуру представляет собой сухой, значительно опушенный плод *Actinotus*, очевидно совершенно не приспособленный к зоохории и далеко ушедший по пути специализации в другом направлении. Таким образом, выявить какое-либо очевидное сходство между *Actinotus* и типичными представителями *Cornales* не представляется возможным.

Итак, по нашему мнению, небольшой, но чрезвычайно интересный род *Actinotus*, безусловно, нуждается в обособлении не только от представителей подсем. *Hydrocotyloideae* — группы, в которой он сейчас совершенно неоправданно числится (Pimenov, Leonov, 1993), но и от всех *Umbelliferae* в целом. Возможно, *Actinotus* является реликтовым представителем некогда более многочисленной и обширно распространенной, но не дожившей до наших дней группы растений. Крайне специализированный и, очевидно, далеко ушедший по пути эволюционного развития от вероятных родственных таксонов, *Actinotus* производит впечатление весьма таксономически обособленного рода и потому, с нашей точки зрения, вполне заслуживает выделения в отдельное сем. *Actinotaceae*, рассматриваемое нами как fam. incertae sedis в рамках подкласса *Asteridae*.

Fam. Actinotaceae A. Konstantinova et Melikian fam. nov.

Herbae annuae vel perennes, tomentoso-pilosae. Flores numerosi, dense aggregati, polygami, hermaphroditi et masculi. Bracteae herbaceae vel petaloideae, herbaceae vel coloratae, tomentosae vel lanatae. Calyx integerrimus vel quinquepartitus, persistens. Stylus bipartitus. Germen inferum, uniloculatum. Fructus 5—8(9)-costatus, pilosus, asymmetricus, ovoideus, hinc convexus, illinc subplanus. Semen unicum, subteres, asymmetricum.

Typus et genus unicum: *Actinotus* Labill., 1805, Nov. Holl. Pl. Spec., 1 : 67, t. 92 («1804»).

Affinitas: familia incertae sedis.

Однолетние или многолетние войлочно опушенные травы. Цветки многочисленные, густо сгруппированные на цветоложе, полигамные, обоеполые и мужские. Брактеи лепестковидные, травянистые или окрашенные, войлочные или шерстистые. Чашечка цельнокрайная или пятилопастная, остающаяся. Столбик двураздельный. Завязь нижняя, одногнездная. Плод 5—8(9)-реберный, несимметричный, неправильно яйцевидный, с одной стороны выпуклый, с другой — почти плоский. Семя единственное, вальковатое, несимметричное.

Тип: *Actinotus* Labill., 1805 («1804»).

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 03-04-49306).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Барыкина Р. П., Веселова Т. Д., Девятов А. Г., Джалилова Х. Х., Ильина Г. М., Чубатова Н. В. Основы микротехнических исследований в ботанике. М., 2000. 127 с.

Ембатурова Е. Ю. Особенности строения плодов ряда представителей порядка *Cornales* и их таксономическое значение // Докл. ТСХА. 2002. Вып. 274. С. 50—54.

Козо-Полянский Б. М. Ревизия подсемейства *Hydrocotyloideae* // Бот. матер. Гербария Гл. бот. сада РСФСР. 1924. Т. 5. Вып. 2. С. 17—24.

Прозина М. Н. Ботаническая микротехника. М., 1960. 206 с.

Трифонова В. И., Ембатурова Е. Ю. Семейство *Cornaceae* // Сравнительная анатомия семян. Двудольные. *Rosidae* II. СПб., 2000. Т. 6. С. 302—305.

Тихомиров В. Н., Константинова А. И. О филогенетическом значении некоторых признаков строения плода *Umbelliferae—Hydrocotyloideae* // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1995. Т. 100. Вып. 6. С. 61—73.

Тихомиров В. Н., Константинова А. И. Семейство *Apiaceae* (*Umbelliferae*) // Сравнительная анатомия семян. Двудольные. *Rosidae* II. СПб., 2000. Т. 6. С. 342—360.

Фурст Г. Г. Методы анатомо-гистохимического исследования растительных тканей. М., 1979. 155 с.

Baillon H. E. Ombellifères // Histoire des plantes. Paris, 1880. T. 7. P. 84—256.

Bentham G. Umbelliferae / Ed. by G. Bentham, J. D. Hooker. Genera Plantarum. 1867. Vol. 1. P. 859—931.

Berlioz J. Contribution a l'étude anatomique du fruit des Ombellifères (tribus des Hydrocotylées et des Saniculées). Paris, 1917. 98 p.

Candolle A. P. de. Mémoire sur le famille des Ombellifères // Coll. Mém. 1829. Vol. 5. P. 1—84.

Candolle A. P. de. Umbelliferae // Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis / Ed. by A. P. de Candolle Parisiis, 1830. Vol. 4. P. 55—250.

Drude O. Umbelliferae // Die natürlichen Pflanzenfamilien / Ed. by A. Engler, K. Prantl. Leipzig, 1898 T. 3. Abt. 8. S. 63—250.

Froebe H. A. Die Infloreszenzen der Hydrocotyloideen *(Apiaceae)* // Trop. u. subtrop. Pflanzenwelt. 1979. Bd 29. S. 505—679.

Froebe H. A., Ulrich G. Pseudanthien bei Umbelliferen // Beitr. Biol. Pflanz. 1978. Bd 54. H. 2. S. 175—206.

Konstantinova A. I. Vergleichende Karpologie der Gattung *Actinotus* Labill. (*Umbelliferae*) und ihre vermutliche taxonomische Lage // Scripta Bot. Belg. 1997. Vol. 15. P. 95.

Labillardiere J. J. Novae Hollandiae Plantarum Specimen. 1805. Vol. 1. 112 p. («1804»).

Magin N. Das Gynoeceum der *Apiaceae* — Modell und Ontogenie // Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1977. Bd 90. H. 1, 2. S. 53—66.

Magin N. Blütenmorphologische Untersuchungen an *Actinotus* Lab. (*Hydrocotyloideae*) unter besonderer Berucksichtigung des Gynoeceums // Ombellifères. Contr. pluridiscip. syst. Actes 2-e Symp. int. (Perpignan, 1977). Paris, 1978. P. 749—764.

Netolitzky F. Anatomie der Angiospermen-Samen // Handbuch der Pflanzenanatomie. Berlin, 1926. Bd 10. 328 p.

Pimenov M. G., Leonov M. V. The genera of the *Umbelliferae* // London: Royal Botanic Garden, Kew and Botanical Garden of Moscow University, Russia. 1993. 156 p.

Rompel J. Krystalle von Calciumoxalat in der Fruchtwandt der Umbellferen und ihre Verwerthung für die Systematic // Sitzber. Acad. Wiss. Wien. Math.-Nat. Kl. 1895. Bd 104. H. 1. S. 417—476.

Roth I. Fruits of angiosperms // Encyclopedia of plant anatomy. Berlin; Stuttgart, 1977. Vol. 10. Pt 1. P. 311—326.

Webb C. J. The status of New Zealand *Actinotus* (*Umbelliferae*) // New Zeal. J. Bot. 1980. Vol. 18. N 3. P. 343—345.

SUMMARY

Representatives of the genus *Actinotus* Labill. (18 species), which is included *Umbelliferae—Hydrocotyloideae* in most of contemporary systems, are small herbaceous plants with a characteristic velvety pubescence. They differ greatly not only from the other members of the subfamily, but also from those of the family *Umbelliferae* on the whole, in a completely different way of ovary formation, as well as in many structural traits of their highly specialized one-seeded indehiscent fruits. Having very little in common (in carpological respect) with the genus *Xanthosia* Rudge, which it is usually related to within *Umbelliferae—Hydrocotyloideae*, *Actinotus* shows even less common features of the fruit structure with the representatives of *Umbelliferae—Apioideae*, *Umbelliferae—Saniculoideae*, *Araliaceae* and also *Cornaceae* s. l. We have studied morphological and anatomical traits of mature fruits of 4 *Actinotus* species (*A. helianthi* Labill., *A. forsythii* Maiden et Betche, *A. leucocephalus* Benth., *A. minor* (Sm.) DC.) and also the information accumulated in literature, and consider it advisable to segregate the genus as a separate monotypic family *Actinotaceae* Konstantinova et Melikian to be placed in the subclass *Asteridae*.

УДК 582.572.2 Бот. журн., 2005 г., т. 90, № 11

© И. Г. Левичев,[1] Р. А. Муртазалиев[2]

ДВА НОВЫХ ВИДА *GAGEA* (*LILIACEAE*) ИЗ ВОСТОЧНОГО ПРЕДКАВКАЗЬЯ

I. G. LEVICHEV, R. A. MURTAZALIEV. TWO NEW SPECIES OF *GAGEA* (*LILIACEAE*) FROM THE EAST CISCAUCASIA

[1] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: ilevichev@yandex.ru
[2] Горный ботанический сад ДагНЦ РАН
367025 Махачкала, ул. М. Гаджиева, 45
E-mail: pibreklab@yahoo.com

Поступила 25.02.2005
Окончательный вариант получен 20.04.2005

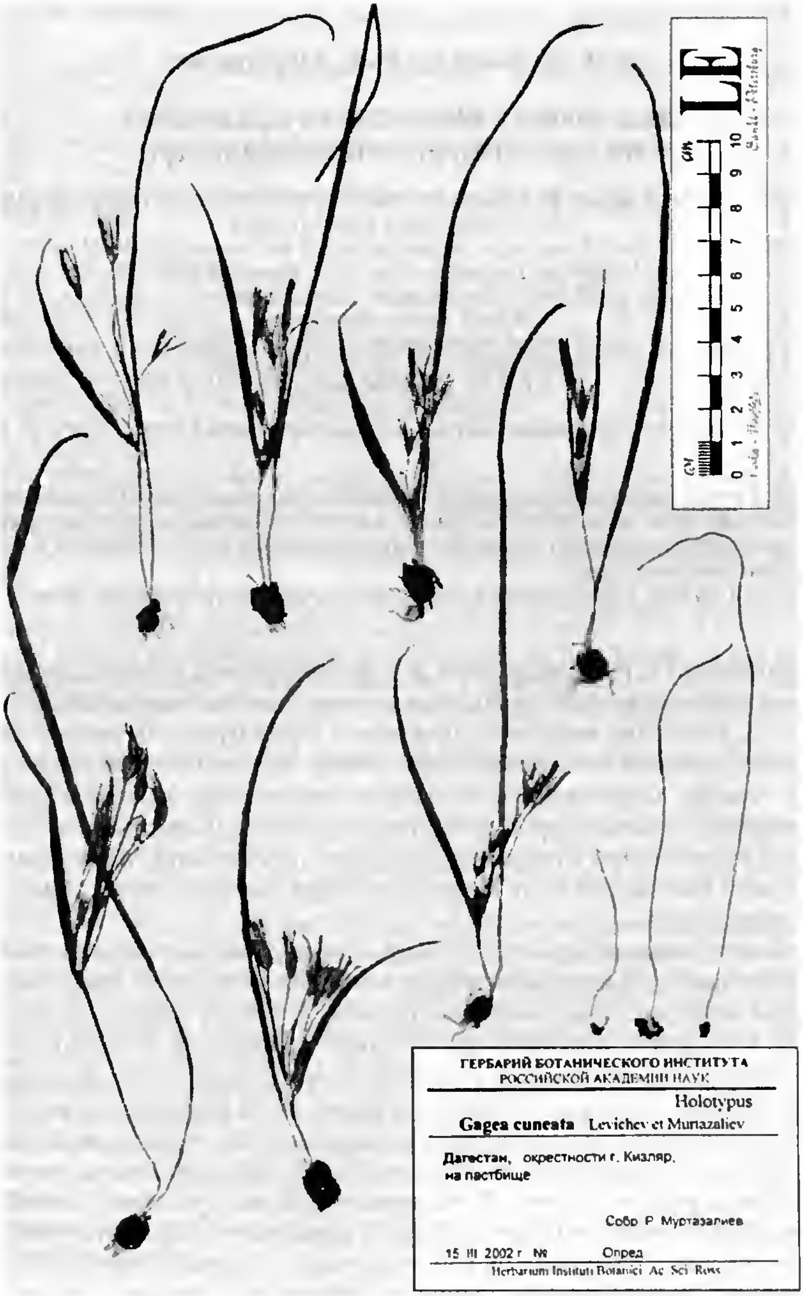
Описано 2 новых вида: *Gagea cuneata* и *G. daghestanica* из секции *Gagea*. Показаны общие закономерности морфогенеза скульптуры поверхности и изменения окраски органов вегетативного размножения, констатируется высокая надежность этих признаков для целей систематики и распознания представителей типовой секции.

Ключевые слова: *Liliaceae*, *Gagea*, новый вид, морфогенез вегетативных органов, Предкавказье.

В окрестностях г. Кизляра, а затем и в других районах Терско-Сулакской низменности найден вид рода *Gagea* Salisb. весьма необычного для секции *Gagea* габитуса (рис. 1). Благодаря наличию собранного в узкий пучок соцветия и длинного, клиновидно сужающегося подсоцветного листа, этот несомненно новый вид был назван *G. cuneata*. Характерные особенности этого таксона были обнаружены также на гербарных сборах из других точек предгорной зоны Северо-Восточного Предкавказья от окрестностей Ставрополя до южных окрестностей Махачкалы. Экологическая ниша вида может быть охарактеризована как предгорно-пойменная, опушечно-кустарниковая.

Второй описываемый здесь вид (*G. daghestanica*), принадлежащий к этой же секции, известен пока только по двум сборам из Казбековского р-на Дагестана. Его характерными особенностями являются темно-коричневая, лишенная скульптуры, практически гладкая поверхность вегетативной луковички и ее значительно более крупные размеры по отношению к материнской луковице. У прочих видов этой секции луковички во много раз меньше и форма их на всех стадиях развития стабильно округлая. Этого нельзя сказать в отношении описываемого вида. Его укрупненная, неправильной формы (типа клубня картофеля) луковичка сильно ссыхается в гербарии, приобретая смятый, нехарактерный для луковичек данной секции облик. Подобная особенность присутствует у ряда среднеазиатских видов, но у них луковичка светлая и находится на конце длинного столона (Левичев, 1982).

Для секции *Gagea* преимущественно характерны одиночные или в виде группы луковички, тесно прижатые к основанию побега, имеющие округло-выполненную форму, и лишь небольшое число видов образует разной длины столоны с одиночной или группой луковичек на конце. Скульптура поверхности у большинства видов мелко-бородавчатая, темно-бурая (напоминает ржавую железистую конкрецию). У остальных поверхность луковички может быть морщинистой, ячеистой, гладкой или пемзовидной (Levichev, 1999). Пемзовидная скульптура вторична, производная от гладкой. Такая особенность проявляется у некоторых видов со светлоокрашенной, практически гладкой поверхностью луковички после зимнего покоя



ГЕРБАРИЙ БОТАНИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

Holotypus

Gagea cuneata Levichev et Murtazaliev

Дагестан, окрестности г. Кизляр,
на пастбище

Собр. Р. Муртазалиев

15 III 2002 г. № Опред.

Herbarium Instituti Botanici Ac. Sci. Ross.

Рис. 1. Типовой образец *Gagea cuneata*.

в результате разрушения обращенных наружу клеточных стенок эпидермального слоя.

Следует подчеркнуть, что окраска и особенно скульптура поверхности вегетативных луковичек — всегда очень надежный таксономический признак у представителей рода. В данном случае таксономическую значимость имеют окраска и скульптура зрелых луковичек. Луковичка формируется в пазухе покрывающего ее второго прикорневого листа — редуцированного у ювенильных и сросшегося (в данной секции) с цветоносом у генеративных особей. По этой причине оболочки луковички многослойные, а специфическую (зрелую) скульптуру поверхности формируют покровные ткани, в данном случае листовые.

У всех представителей секции (включая и столонообразующие виды) внешнее проявление морфогенеза вегетативной луковички однотипно. Начавшая формирование и увеличение своих размеров луковичка всегда светлая и гладкая. Позже, преимущественно все еще при гладкой поверхности, один за другим последовательно сменяется ряд оттенков: желтый, красноватый, буро-красный, коричневый, почти черный. У многих видов секции конечная окраска луковички приобретает какой-либо из коричневых оттенков, у других — приближается к черной гамме, но существует также несколько групп родства, у которых зрелая вегетативная луковичка всегда сохраняет светлую окраску (оттенки цвета соломы). Так же как и оттенок, свои видоспецифические особенности скульптура поверхности луковичек (изначально гладкая) приобретает только в конце вегетации, в период отмирания надземного побега и особенно рельефна после зимнего покоя. Особенности именно таких, зрелых, органов вегетативного размножения следует включать в описания и определительные ключи, не используя для этого промежуточные стадии окраски и проявления скульптуры поверхности.

Gagea cuneata Levichev et Murtazaliev sp. nov. (sect. *Gagea*). — Plantae solitariae protractae. Bulbus 0.7—1 cm in diam., orbiculari-ovoideus, tunicis coriaceis atro-fuscis tectus. Specimina generativa bulbillis destituta; bulbillus vegetativus statu juvenili formatus, bulbillo solitario globoso, atro-fusco, verruculoso. Pedunculus 2—7 cm lg., plerumque solo immersus, sectione quadrangularis. Folium radicale solitarium, inflorescentia duplo longius, lineare, 2—3 mm lt., superne reflexum, sectione late angulosum. Folia peduncularia in numero 2 (3), verticillata, basi inflorescentiae umbellatae sita; quorum infimum e radicalibus enatum inflorescentiae multo longius, lineari-cuneiforme calyptratum, 3—4 mm lt., sectione naviculare. Flores in inflorescentiam 4—6 (10)-floram fasciculato-elongatam dispositi, pedicellis sub anthesi elongatis. Perianthii phylla 13—16 mm lg., 1.5—2.5 mm lt., anguste lanceolata, apice obtusata, intus aurea, extus viridia, exteriora interioribus longiora et latiora. Antherae flavae, oblongae, dehiscentes sphaericae. Ovarium ovoideum, sessile. Capsula perianthio plus quam duplo brevior. Semina teretia (fig. 1).

Holotypus: Daghestan, in vicinitate opp. Kizlar, ad pascuum, 15 III 2002, R. Murtazaliev (LE, iso- LENUD).

Affinitas. A speciebus omnibus sectionis *Gagea* inflorescentia fasciculato-elongata, folio radicali longo, folio basi inflorescentiae infimo inflorescentia multo longio, lineari-cuneiformi differt.

Habitat in herbosis et inter frutices in premontiis Ciscaucasi boreali-orientalis.

Одиночные вытянутые растения. Луковица 0.7—1 см в диам., округло-яйцевидная, покрыта черно-бурыми кожистыми оболочками. Генеративные особи без луковичек; вегетативная луковичка образуется в ювенильной стадии, одиночная, шаровидная, черно-бурая, мелкобородавчатая. Цветонос 2—7 см дл., большей частью погружен в почву, в сечении четырехугольный. Прикорневой лист один, в два раза длиннее соцветия, линейный, 2—3 мм шир., в верхней части загнутый вниз, в сечении широко-угловатый. Листьев на цветоносе 2(3) в мутовке у основания зонтиковидного соцветия; нижний из них прикорневого происхождения намного длиннее соцветия, линейно-клиновидный с колпачком, 3—4 мм шир., в сечении широко ладьевидный. Цветки в 4—6(10)-цветковом, пучковато-вытянутом соцветии, на удлиняющихся в период цветения цветоножках. Листочки околоцветника 13—16 мм дл., 1.5—2.5 мм шир., узколанцетные, на концах притупленные, внутри желтые, снаружи зеленые, наружные длиннее и шире. Пыльники желтые, продолговатые, вскрывшиеся — округлые. Завязь овальная, сидячая. Коробочка менее половины длины околоцветника. Семена вальковатые (рис. 1).

Тип: Дагестан, окрестности г. Кизляр, на пастбище, 15 III 2002, Р. Муртазалиев (LE, iso-LENUD).

Родство. От представителей секции *Gagea* отличается пучковато-вытянутым соцветием, длинным прикорневым листом, длинным линейно-клиновидным нижним подсоцветным листом.

Распространен по лугам и среди кустарников предгорий Северо-Восточного Предкавказья.

Примечание: Опушение на цветоножках — очень неустойчивый признак. Рядом встречаются войлочно-опушенные, редкоопушенные и голые экземпляры. Иногда наблюдается изменчивость в пределах даже одного соцветия, когда цветоножка раскрывшегося первым цветка намного более опушена, чем последующие. Распространенная на сопредельных территориях *G. germainae* Grossh., для которой обильное извилистое опушение цветоножек и краев листьев соцветия — более стойкий признак, также проявляет аналогичную вариабельность. Одной из причин такой изменчивости может быть гибридизация между близкородственными (в пределах ряда, секции) таксонами, что косвенно подтверждается присутствием экземпляров, которые в той или иной степени сочетают отдельные особенности обитающих в регионе видов, создавая затруднения при их идентификации, особенно по гербарным образцам.

Gagea daghestanica Levichev et Murtazaliev sp. nov. (sect. *Gagea*). — Plantae minutae 5—14 cm altae, solitariae vel gregariae. Bulbus 8—14 mm in diam., subguttiformis, tunicis tenuiter coriaceis atro-brunneus tectus. Bulbillus vegetativus solitarius, quotannis formatus in statu juvenili et in statu generativo, 4—6 mm in diam., atro-brunneus. laevis. Pedunculus 5—10 cm lg., sectione quadrangularis. Folium radicale solitarium, lineare, inflorescentiam subduplo superans, 2—3 mm latum, sectione canaliculato-angulosum. Folia peduncularia in numero 2—5, oblique opposita; quorum infimum e radicalibus enatum, inflorescentiam vix superans, ad 1—2 mm infra eam affixum, naviculare, 3—5 mm lt., anguste lanceolatum, sensim acutatum. Inflorescentia candelabriformis, 2—7-flora; pedicellis inaequalibus, 0.5—3.5 cm lg. Perianthii phylla 13—15 mm lg., 2—3 mm lt., anguste lanceolata, apice obtusata, intus aurea, extus viridia, exteriora interioribus vix longiora et latiora. Antherae flavae, oblongae, 1.2 × 0.5 mm, apice acutatae, dehiscentes sphaeroideae, 1 mm in diam. Ovarium oblongum, sessile (fig. 2).

Typus: Daghestan. Districtus Kazbekensis, prope pagum Gertma. In agris, 1200 m s. m., 10 V 2004, R. Murtazaliev (LE, iso-LENUD).

Affinitas. A speciebus omnibus seriei *Gagea* bulbillis vegetativis magnis et laevibus (nec minute verruculosis) differt.

Небольшие, 5—14 см выс., одиночные и скученные группами растения. Луковица 8—14 мм в диам., полукаплевидная, покрыта тонкокожистыми темно-коричневыми оболочками. Вегетативная луковичка одиночная, образуется ежегодно в ювенильной и в генеративной стадии, 4—6 мм в диам., темно-коричневая, гладкая. Цветонос 5—10 см выс., в сечении четырехугольный. Прикорневой лист одиночный, линейный, почти вдвое превышает соцветие, 2—3 мм шир., на срезе желобчато-угловатый. Листьев на цветоносе 2—5, кососупротивных; нижний из них прикорневого происхождения, немного превышает соцветие, ладьевидный, прикреплен на 1—2 мм ниже соцветия, 3—5 мм шир., узколанцетный, постепенно заостренный. Соцветие канделябровидное, 2—7-цветковое; цветоножки неравные,

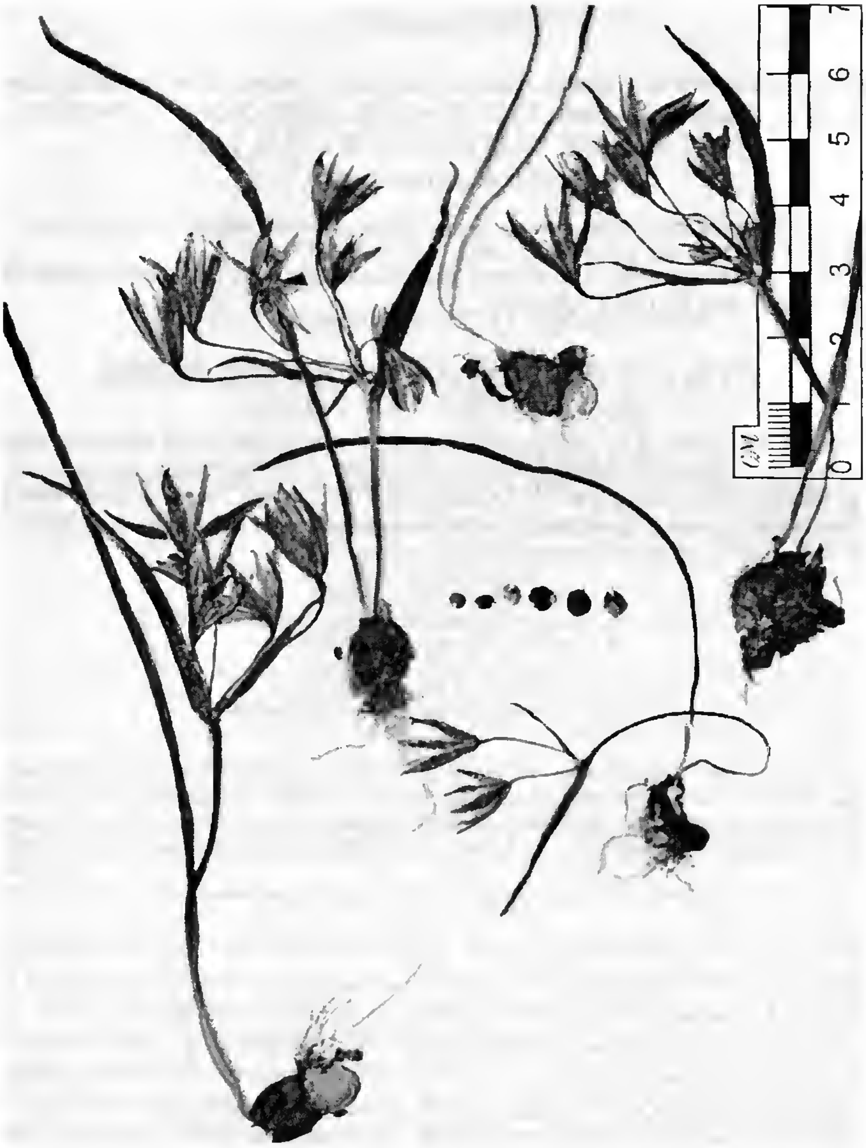


Рис. 2. Фрагмент типового образца *Gagea daghestanica*.

0.5—3.5 см дл. Листочки околоцветника 13—15 мм дл., 2—3 мм шир., узколанцетные, на концах притупленные, внутри желтые, снаружи зеленые, наружные едва длиннее и шире. Пыльники желтые, продолговатые, 1.2 × 0.5 мм, на верхушке заостренные, вскрывшиеся округлые, 1 мм в диам. Завязь продолговатая, сидячая (рис. 2).

Тип: Дагестан, Казбековский р-н, с. Гертма. На полях, 1200 м, 10 V 2004, Р. Муртазалиев (LE, iso-LENUD).

Родство. От всех представителей серии *Gagea* отличается крупными и гладкими (не мелко-бородавчатыми) вегетативными луковичками.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 03-04-63169, 04-04-63069 и 05-04-48669).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Левичев И. Г. Новые виды гусиных луков (*Gagea* Salisb., *Liliaceae*) из родства *Gagea capusii* Terr. // Новости систематики высших растений. Л., 1982. Т. 19. С. 62—67.

Levichev I. G. Zur Morphologie in der Gattung *Gagea* Salisb. (*Liliaceae*). I. Die unterirdischen Organe // Flora (Regensburg), 1999. Bd 194. S. 379—392.

SUMMARY

The general regularities of the surface sculpture morphogenesis and colour change of vegetative bulbils in the section *Gagea* are shown. Features of the organs of vegetative reproduction are stated to be of high reliability for indentification of the complicated taxa groups. These characters were hardly used earlier for the purposes of systematics. Descriptions and images of two new species *Gagea cuneata* and *G. daghestanica* are given.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.29 (470.53)

© О. С. Меркулова,[1] Г. П. Урбанавичюс[2]

ЛИШАЙНИКИ ИЗ ОРЕНБУРГСКОЙ ОБЛАСТИ — НОВЫЕ ДЛЯ ФЛОРЫ УРАЛА

O. S. MERKULOVA, G. P. URBANAVICHUS.
THE LICHENS FROM ORENBURG REGION NEW TO THE URALS FLORA

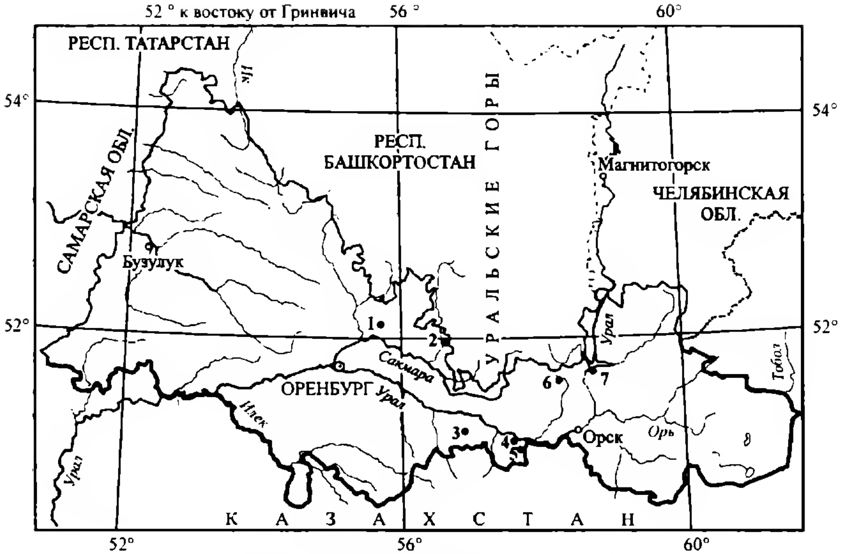
[1] Институт степи УрО РАН
460000 Оренбург, ул. Пионерская, 11
Факс (3532) 77-44-32
E-mail: orensteppe@mail.ru
[2] Полярно-Альпийский ботанический сад-институт КНЦ РАН
184256 Мурманская обл., Кировск-6
E-mail: urban@aprec.ru
Поступила 25.11.2004
Окончательный вариант получен 28.04.2005

Приведены сведения о 18 видах лишайников, новых для лихенофлоры Урала, обнаруженных на территории Оренбургской обл. 2 вида — *Collema coccophorum* и *Staurothele ambrosiana* — обнаружены впервые в России; даны описание и распространение этих видов, показаны их отличия от близких таксонов. Рассмотрены отличительные признаки 3 видов рода *Verrucaria* (*V. fuscella*, *V. lecideoides*, *V. polysticta*).

Ключевые слова: лишайники, Урал, степи, Оренбургская обл., заповедник.

Изучение флоры лишайников Урала имеет длительную историю (Рябкова, 2000). По литературным источникам (Рябкова, 1998; Херманссон и др., 1998; Журбенко, 1999; Михайлова, Шейдеггер, 2001; Котлов, 2003; Пауков, Трапезникова, 2003; Селиванов, Урбанавичюс, 2003), для Урала указывается около 700 видов, из которых более 300 отмечено на Южном Урале (Шелль, 1883; Селиванова-Городкова, 1965; Рябкова, Нифонтова, 1990; Журавлева, 2001; Радзимовская, 2001; Журавлева, Жигунов, 2002; Байтерякова, 2003; Журавлева, Урбанавичюс, 2004; Меркулова, 2004). Однако контрастность природных условий, богатство экотопов дают основание полагать, что лихенофлора этой территории богаче и должна включать значительно большее число видов.

Уральская горная страна представлена в Оренбуржье Южно-Уральской областью, в которой выделяются 2 подобласти: горы Южного Урала и возвышенные равнины Зауралья. В горной части Южного Урала к лесостепи относится 2, а к степи — 6 ландшафтных районов. Равнинно-возвышенное Зауралье разделяется в пределах области на 5 районов (Географический..., 1999). Нашими исследованиями охвачены Больше-Икский и Присакмарский округи Зилаирско-Сакмарской низкогорной провинции, Бурлинский и Саринско-Губерлинский округи Уральско-Мугоджарской низкогорной провинции, Суундук-Ириклинский плакорно-увалистый район Суундук-Жарлинского округа Зауральской (Урало-Тобольской) высокоравнинной провинции. Кроме того, имеется находка 1 вида из Предуралья —



Места сборов лишайников в Оренбургской обл.
Пояснение — в тексте.

Сакмаро-Предуральский округ Общесыртовско-Предуральской провинции (точка 1, см. ниже).

Сборы лишайников проведены О. С. Меркуловой в 2001—2003 гг. Образец *Verrucaria polysticta* Borrer собран Г. В. Казачковым. Места сборов лишайников (отмечены на рисунке): *1* — Тюльганский р-н, 1 км северо-восточнее с. Астрахановка. Плач-гора, 52°13′ с. ш., 55°45′ в. д.; 120—140 м над ур. м.; южный склон у вершины холма, конгломераты на триасовых глинах. *2* — Саракташский р-н, шишкообразные эрозионно-останцовые холмы-горы Андреевские шишки, 1 км восточнее с. Андреевка, 52°00′ с. ш., 56°45′ в. д.; 160—210 м над ур. м.; южный склон, известняки. *3* — Кувандыкский р-н, 1 км к северо-востоку от пос. Луговского, Кзыладырское карстовое поле, простирающееся в юго-восточном направлении на 16 км, 51°12′ с. ш., 56°54′ в. д.; 280—364 м над ур. м. *4* — Кувандыкский р-н, Оренбургский государственный природный заповедник (ГПЗ), участок Айтуарская степь, северо-западная граница, 51°06′ с. ш., 57°42′ в. д.; 150—155 м над ур. м.; известняковые выходы. *5* — Кувандыкский р-н, Оренбургский ГПЗ, участок Айтуарская степь, балка Шинбутак, 51°05′ с. ш., 57°40′ в. д.; 220—300 м над ур. м.; западный склон с обрывом до 20 м, сцементированиый песчаник, конгломераты и конгломератобрекчии, известняки. *6* — Кувандыкский р-н, верховья р. Губерли, 1 км к западу от с. Карагай-Покровка, 51°61′ с. ш., 57°65′ в. д.; 430—440 м над ур. м.; Карагай-Покровские кристаллические кварциты и хлоритовые сланцы, Карагайский сосновый бор — ландшафтно-ботанический памятник природы. *7* — Гайский р-н, Вишневые горки, юго-западный берег Ириклинского водохранилища, 51°40′ с. ш., 58°45′ в. д.; 250—260 м над ур. м.; выходы горных пород (вулканомиктовые песчаники, гравелитчаники, гравелит аргиллиты, алевролиты) на вершинах степных холмов.

Среди собранного нами материала обнаружено 18 видов лишайников, новых для Урала, из которых 2 вида впервые указываются для лихенобиоты России. Ниже приводится список видов в алфавитном порядке с характеристикой местообитания, субстрата и даты сбора. Названия видов даны согласно R. Santesson с соавт. (2004) и J. Haffelner, R. Türk (2001). Сокращения фамилий авторов названий таксонов даны согласно работе P. M. Kirk и A. E. Ansell (1992). Важно отметить, что большинство лишайников обнаружено на охраняемой территории степного Оренбургского заповедника. Образцы лишайников хранятся в лихенологическом гербарии Института степи УрО РАН, в гербарии Полярно-Альпийского ботанического сада-института КНЦ РАН (KPABG) и в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE).

Приводим список видов, в котором цифра после названия вида означает место сбора (см. выше), значком «*» отмечены новые виды для России. Фамилия коллектора О. С. Меркуловой при цитировании сборов опущена.

Acarospora impressula Th. Fr. — 5, на песчаниках и известняках, 14 VIII 2002.

В России о распространении вида судить достаточно сложно, поскольку ранее (Голубкова, 1988) он рассматривался широко, включая в себя кроме типичной вариации еще и var. *hospitans* (H. Magn.) Clauz. et Roux., которая ныне рассматривается как самостоятельный вид и имеет более широкое распространение в северных регионах страны (указания с Кольского п-ова, Карелии, Таймыра относятся именно к этому виду). Очевидно, распространение *Acarospora impressula* связано преимущественно с южными аридными регионами — Нижнее Поволжье, Кавказ, Южная Сибирь.

Общее распространение: Европа, Азия, Сев. Африка, Сев. Америка.

A. strigata (Nyl.) Jatta — 5, на песчаниках и известняках, 14 VIII 2002.

В России ближайшее местонахождение известно из Южной Сибири. За пределами России известен из Арало-Каспийского ботанико-географического района (Голубкова, 1988). Ареал вида дизъюнктивен и охватывает степные и полупустынные ландшафты аридных регионов, главным образом в сонорско-древнесредиземноморской и отчасти ирано-туранской областях.

Общее распространение: Южн. Европа, Азия, Сев. Африка, Сев. и Южн. Америка.

Arthonia lapidicola (Taylor) Branth et Rostr. — 7, на известняковых скалах, 23 VI 2001.

В России вид известен с Новой Земли, из Якутии, с Чукотки и Алтая (Andreev et al., 1996). Вероятно, широко распространенный, но часто пропускаемый вид, приуроченный главным образом к горным регионам; предпочитает достаточно сухие и освещенные местообитания.

Общее распространение: Европа, Азия, Сев. Африка, Сев. Америка.

Caloplaca conversa (Kremp.) Jatta. — 5, на сцементированных песчаниках и известняках, 14 VIII 2002.

В России вид известен из Красноярского края (Кондратюк и др., 2004). Горный голарктический вид, массово встречающийся в Центральной и Южной Европе.

Общее распространение: Европа, Азия, Сев. Африка, Сев. Америка.

C. crenulatella (Nyl.) H. Olivier — 4, на выходах известняков, 14 VIII 2002.

В России вид известен из Ленинградской обл. и с п-ова Камчатка (личное сообщение А. Ходосовцева).

Общее распространение: Европа, Азия, Новая Зеландия.

C. lithophila H. Magn. — 7, на известняках, 3 VIII 2002; 4, на известняках, 14 VIII 2002.

В России вид достоверно известен из Арктики — Новосибирские острова (Кондратюк и др., 2004), однако считать его арктическим нельзя, поскольку о распространении вида судить сложно, так как до последнего времени он рассматривался в сложном комплексе вида *Caloplaca holocarpa* (Hoffm. ex Ach.) A. E. Wade. Очевидно, мультизональный голарктический вид.

Общее распространение: Европа, Азия, Сев. Америка.

C. transcaspica (Nyl.) Zahlbr. — 7, на известковистых песчаниках, 23 VI 2002.

В России вид известен из Нижнего Поволжья (г. Богдо, Астраханская обл.) и Южной Сибири (Красноярский край) (Кондратюк и др., 2004). Евразиатско-африканский аридный вид.

Общее распространение: Европа (Россия, Украина), Азия (Казахстан, Туркмения, Узбекистан, Киргизия, Таджикистан, Турция, Сирия, Ирак, Иран, Афганистан, Пакистан, Индия, Монголия, Китай), Африка (?).

**Collema coccophorum* Tuck. — 5, на каменистой почве, 14 VIII 2002; 9 VII 2003.

В Гербарии LE хранится образец (без номера, 1 VII 1976, И. И. Макарова) из Республики Саха (Якутия), определенный как *C. coccophorum*, однако после изучения нами переопределен как *C. tenax* (Sw.) Ach. em. Degel. (с недоразвитыми спорами). Поскольку в отечественной литературе отсутствует описание вида, даем его согласно работе G. Degelius (1954) и нашим наблюдениям.

Таллом лопастной, неправильно розетковидный, до 1.5—2.5 см в диам., темно-оливково-зеленый или черноватый, без налета, не блестящий в сухом состоянии. Состоит из мелких, торчащих, плоских или вогнутых, по краю более или менее вздутых лопастей 0.5—3 мм шир., расположенных нерегулярно или черепитчато, у некоторых образцов — почти радиально. В сухом состоянии лопасти гладкие или немного сморщенные. Обычно без изидий, но иногда развиваются торчащие утолщенные лобульки или цилиндрические выросты, напоминающие изидии, которые могут доминировать на талломе. Во влажном состоянии лопасти толщиной до 350 мкм. Апотеции обычны, 1—1.5(—2.5) мм в диам., сидячие, в наших образцах обильные, развиваются на концах лопастей, диск темно-красио-коричневый до черного, плоский с тонким постоянным краем, ровным или бородавчатым (иногда гранулярно-лопастным), без налета; эксципул прозоплектенхимный, гипотеций прозрачный (часто мутный); споры по 8 в сумке, яйцевидно-эллипсоидные, 2-клеточные, в наших образцах 19—24 × 5—8 мкм (по G. Degelius (1954) размеры спор (13—)15—22(—26) × (4.5—)6.5—8.5(—9) мкм).

Произрастает на богатой кальцием почве в аридных регионах. Достаточно редкий аридный мультирегиональный вид, распространенный по всему земному шару с центром массовости в пределах Голарктики в сонорско-древнесредиземноморской и отчасти ирано-туранской областях.

Общее распространение: Европа (Норвегия, Швеция, Германия, Польша, Бельгия, Франция, Швейцария, Австрия, Чехия, Венгрия, Словения, Португалия, Испания, Италия); Азия (?Турция, Израиль, Йемен, Иран, Индия, Таджикистан, Япония); Африка (Марокко, Египет, Уганда, Ангола); Сев. Америка (Канада, Гренландия, США, Мексика). В Южном полушарии известен из Южной Америки (Аргентина, Парагвай, Чили, Южные Шетландские острова), Австралии и Новой Зеландии.

Наиболее близкий вид *Collema tenax*, обитающий в аналогичных местообитаниях, отличается 4-клеточными спорами и слабо вздутыми лопастями. G. Degelius

(1954) указывает на некоторое сходство с *Collema conglomeratum* Hoffm., который обитает исключительно на коре деревьев в широколиственных лесах.

Diplotomma lutosum A. Massal. (= *Buellia subdispersa* Mig.) — 5, на сцементированных песчаниках, 18 VIII 2002.

Для России указан из Республики Карелия (Карелия Ладожская) (Nordin, 2000) и Арктической Сибири (Республика Саха (Якутия) — кряж Прончищева на побережье Оленекского залива, Новосибирские острова) (Nordin, 2000). О распространении вида мы можем судить лишь по работам A. Nordin (2000) и T. Foucard с соавт. (Foucard et al., 2002), поскольку в отечественных источниках нет сведений об этом виде.

Общее распространение: Европа, Азия (Россия), Сев. Африка, Сев. Америка (Канада, США), Гренландия, Южн. Америка (Эквадор).

Fulgensia fulgens (Sw.) Elenkin — 3, на гипсовой почве, 16 IX 2003; 4, на почве, 14 VIII 2002.

В России вид известен из Нижнего Поволжья (Астраханская обл.), с Кавказа, Южной Сибири (Седельникова, 1990; Кондратюк, Окснер, 2004). Вид с обширным дизъюнктивным ареалом, охватывающим главным образом аридные регионы в сонорско-древнесредиземноморской и отчасти ирано-туранской областях.

Общее распространение: Европа, Азия, Сев. Африка, Сев. Америка, Новая Зеландия.

Lecidella patavina (A. Massal) Knoph et Luckert — 4, на известняках, 14 VIII 2002.

В России вид известен из Арктики (Новая Земля, Таймыр, устье р. Лены, Чукотка) (Andreev et al., 1996), Кавказа, Южной Сибири, с Командорских островов (Андреев, 2003). Арктоальпийский кальцефильный и нитрофильный вид с широким мультирегиональным ареалом, обитающий преимущественно в местах гнездования птиц.

Общее распространение: Европа, Азия, Сев. Африка, Сев. и Южн. Америка, Гренландия, Антарктика.

Rhizoplaca peltata (Ramond) Leuckert et Poelt — 2, на известняках, 9 VII 2004; 5, на сцементированных песчаниках, 18 VIII 2002; 6, на кварцитах и хлоритовых сланцах, 1 VI 2003.

В России вид известен из Арктики, с Кавказа, юго-востока Европейской России, из Южной Сибири и Южного Приморья (Определитель..., 1971). Арктоальпийский ксерофитный мультирегиональный вид.

Общее распространение: Европа, Азия, Африка, Сев. и Южн. Америка, Гренландия.

Rinodina immerse (Körb.) Zahlbr. — 4, на известняках, 14 VIII 2002.

В России вид известен с Приволжской возвышенности (Самарская обл.) (Шустов, 2002), Южной Сибири (Алтай) (Седельникова, 1990). Достаточно широко распространенный горный кальцефильный вид.

Общее распространение: Европа, Азия, Сев. Африка, Сев. Америка, Австралия.

**Staurothele ambrosiana* (A. Massal.) Zschacke — 7, на известковистых песчаниках, 23 VI 2002; 4, на сцементированных песчаниках, 14 VIII 2002.

Поскольку вид указывается впервые для лихенобиоты России, приводим его описание, отсутствующее в отечественной литературе.

Таллом достаточно толстоватый, трещиновато-ареолированный, редко бородавчато-ареолированный, коричневый, со светлым сероватым гипоталломом (подслоевищем); ареолы 0.2—1 мм шир. Перитеции черные мелкие, 0.2—0.3 мм, полностью погружены в ареолы, изредка проецирующие самым кончиком (у ареол образуется валик вокруг остиола — выхода макушки перитеция наружу); гимениальные водоросли шаровидные до коротко эллипсоидных, 2—5 мкм в диам.; споры по 2, реже по 1 в сумке, муральные, зрелые коричневые, 22—55 × 18—25 мкм.

Обитает на сухих известняках или горных породах, богатых кальцием. Горный кальцефильный вид, распространенный преимущественно в более сухих районах Центральной и Южной Европы (Литва, Польша, Австрия, Франция, Испания, Италия), а также в Азии (Иран).

Близкий вид *Staurothele frustulenta* Vain. отличается экологически (предпочитает периодически увлажняемые силикатные субстраты) и морфологически (имеет черный гипоталлом).

S. areolata (Ach.) Lettau — 5, на сцементированных песчаниках, 18 VIII 2002.

В России вид известен с Кольского п-ова, из Республики Карелия, Центрального Черноземья, е Приволжской возвышенности (Самарская обл.), из Республики Калмыкия, с Кавказа, из Южной Сибири; для Урала вид, а также данный род, указывается впервые. Горный кальцефильный вид с мультирегиональным типом ареала.

Общее распространение: Европа, Азия, Африка, Сев. и Южн. Америка, Гренландия.

Verrucaria fuscella (Turner) Winch — 4, на известняках, 14 VIII 2002.

В России указывается из Центрального Черноземья, Приволжской возвышенности и Южной Сибири (Седельникова, 1990; Мучник, 2001; Шустов, 2002).

Общее распространение: Европа, Азия, Сев. Америка, Африка.

V. lecideoides (A. Massal.) Trevis. — 5, на сцементированных песчаниках, 18 VIII 2002.

Судить о распространении вида в России сложно, поскольку он часто определяется под сборным названием *Verrucaria fuscella*.

Общее распространение: Европа, Сев. Америка.

V. polysticta Borrer (= *Verrucaria subfuscella* Nyl.) — 1, конгломераты на триасовых глинах у южного склона у вершины холма, 25 VI 2001, Г. В. Казачков.

Достоверно судить о распространении вида трудно из-за существовавших таксономических проблем в группе видов *V. fuscella*. В России часто указывался как *V. glaucina* auct. либо *V. subfuscella* Nyl.

Общее распространение дано согласно A. Orange (2004): Европа — Великобритания, Ирландия, Норвегия, Швеция, Франция, Германия; Малая Азия — Турция (черноморское побережье).

3 вида рода *Verrucaria* — *V. fuscella*, *V. lecideoides*, *V. polysticta* — до недавнего времени вызывали затруднения при идентификации. Из этой группы более известны таксоны *V. glaucina* auct (но не *V. glaucina* Ach., тип которого относится к виду *V. caerulea* DC.) и *V. fuscella* (Turner) Winch. Однако таксономический статус

V. glaucina остается не до конца выясненным. Так, в работе V. Wirth (1995) этот вид сведен в синонимы к *V. subfuscella* Nyl., в то время как в последней сводке лишайников Фенноскандии (Santesson et al., 2004) можно видеть обратную картину — *V. subfuscella* Nyl. сведен в синонимы к *V. glaucina* auct. Для вида *V. fuscella* в работе V. Wirth (1995) мы видим в синонимах *V. polysticta* Borrer. И лишь в самой последней работе A. Orange (2004), посвященной данной группе веррукарий в Великобритании и Ирландии, *V. subfuscella* трактуется в качестве синонима *V. polysticta* Borrer. При этом даны достаточно точные признаки, отличающие виды этой группы, благодаря которым нами были идентифицированы названные виды из Оренбургской обл.

Отличие *V. lecideoides* от двух других близких видов веррукарий состоит главным образом в том, что перитеции развиваются по краю зрелых ареол (чешуек). У *V. fuscella* и *V. polysticta* перитеции развиваются в центральной части ареол (чешуек), а друг от друга эти виды отличаются по следующим признакам. Вид *V. polysticta* имеет хорошо развитый черный гипоталлом, поверхность ареол всегда разделена на мелкие сегменты (визуально выражается в мелких трещинках — линий черной окраски, представляющие собой вертикальные выросты тканей гипоталлома сквозь ареолы), по краям которых развиваются перитеции; краевые ареолы плоские и тонкие; хорошо заметно, как развиваются первичные ареолы из гипоталлома. *V. fuscella* не имеет проталлома, поверхность ареол более или менее ровная либо слабо разделена на мелкие сегменты, краевые ареолы таллома толстые и часто несколько вытянутые и лопастные; перитеции погружены в центральной части сегмента.

Большинство из перечисленных видов лишайников являются накипными эпилитами. Распространение их в Оренбургской обл. связано преимущественно с конгломератами и известьсодержащим субстратом. В основном это довольно широко распространенные, но малоизвестные и представляющие трудности в определении виды, встречающиеся преимущественно в аридных и средиземноморских регионах.

Благодарности

Выражаем благодарность сотрудникам лаборатории лихенологии и бриологии Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН за ценные консультации и помощь при работе с гербарием.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреев М. П. Род *Lecidella* Körb. emend. Hertel et Leuckert // Определитель лишайников России. СПб., 2003. Вып. 8. С. 140—156.

Байтерякова Н. С. Лишайники Южно-Уральского заповедника // Охрана растительного и животного мира Поволжья и сопредельных территорий: Матер. Всерос. науч. конф. Пенза, 2003. С. 86—88.

Географический атлас Оренбургской области. М., 1999. 96 с.

Голубкова Н. С. Лишайники семейства *Acarosporaceae* Zahlbr. в СССР. Л., 1988. 134 с.

Журавлева С. Е. Материалы к лихенофлоре природного парка «Мурадымовское ущелье» // Биоразнообразие и биоресурсы Урала и сопредельных территорий: Матер. междунар. науч. конф. Оренбург, 2001. С. 8—10.

Журавлева С. Е., Жигунов О. Ю. Материалы к изучению лихенофлоры заповедника «Шульган-Таш» // Новости систематики низших растений. СПб., 2002. Т. 36. С. 94—100.

Журавлева С. Е., Урбанавичюс Г. П. Дополнение к флоре лишайников Южного Урала // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 5. С. 852—855.

Журбенко М. П. Лишайники Полярного Урала в долине р. Собь // Новости систематики низших растений. СПб., 1999. Т. 33. С. 120—130.

Кондратюк С. Я., Окснер А. Н. Род *Fulgensia* F. Massal. et De Not. // Определитель лишайников России. Вып. 9. Фусцидеевые, Телосхистовые. СПб., 2004. С. 236—242.

Кондратюк С. Я., Ходосовцев А. Е., Окснер А. Н. Род *Caloplaca* Th. Fr. // Определитель лишайников России. Вып. 9. Фусцидеевые, Телосхистовые. СПб., 2004. С. 38—235.

Котлов Ю. В. Новые для Урала виды лишайников из Свердловской области // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 4. С. 145—146.

Меркулова О. С. Лишайники, новые для Южного Урала из Оренбургской области // Бюл. Самарская Лука. Самара, 2004. № 15. С. 159—162.

Михайлова И. Н., Шейдеггер К. Дополнение к лихенофлоре Урала // Новости систематики низших растений. СПб., 2001. Т. 34. С. 166—167.

Мучник Е. Э. Конспект лишайников степных и остепненных местообитаний Центрального Черноземья // Новости систематики низших растений. СПб., 2001. С. 183—195.

Определитель лишайников СССР. Вып. 1. Пертузариевые, Леканоровые, Пармелиевые. Л., 1971. 412 с.

Паков А. Г., Трапезникова С. Н. Новые для флоры Урала виды литофильных лишайников // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 2. С. 104—109.

Радзимовская И. В. Список лишайников Висимского заповедника // Исследования эталонных природных комплексов Урала: Матер. науч. конф., посвящ. 30-летию Висимского заповедника. Екатеринбург, 2001. С. 182—188.

Рябкова К. А. Систематический список лишайников Урала // Новости систематики низших растений. СПб., 1998. Т. 32. С. 81—87.

Рябкова К. А. Основные этапы и направления изучения лишайников Урала // Микология и криптогамная ботаника в России: традиции и современность. СПб., 2000. С. 363—366.

Рябкова К. А., Нифонтова М. Т. К изучению лишайников Южного Урала // Эколого-флористические исследования по споровым растениям Урала. Свердловск, 1990. С. 34—42.

Седельникова Н. В. Лишайники Алтая и Кузнецкого нагорья. Новосибирск, 1990. 175 с.

Селиванов А. Е., Урбанавичюс Г. П. Новые для Урала виды лишайников из заповедников «Басеги» и «Вишерский» (Пермская область) // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 7. С. 109—112.

Селиванова-Городкова Е. А. Эпифитные лишайники как дополнительный корм для диких копытных на Южном Урале // Тр. Ин-та биол. УФ АН СССР. Свердловск, 1965. Вып. 42. С. 113—120.

Херманссон Я., Пыстина Т. Н., Кудрявцева Д. И. Предварительный список лишайников Республики Коми. Сыктывкар, 1998. 136 с.

Шелль Ю. К. Материалы для ботанической географии Уфимской и Оренбургской губерний // Тр. Об-ва естествоисп. при Казанском ун-те. 1883. Т. 12. Вып. 1. С. 11—13.

Шустов М. В. Лишайники Приволжской возвышенности // Новости систематики низших растений. СПб., 2002. Т. 36. С. 185—203.

Andreev M., Kotlov J., Makarova I. Checklist of lichens and lichenicolous fungi of the Russian Arctic // Bryologist. 1996. Vol. 99. N 2. P. 137—169.

Degelius G. The lichen genus *Collema* in Europe: Morphology, Taxonomy, Ecology // Symb. Bot. Upsal 1954. Vol. 13. N 2. P. 1—499.

Foukard T., Moberg R., Nordin A. Buellia // Nordin Lichen Flora. 2002. Vol. 2. P. 11—25.

Hafellner J., Türk R. Die lichenisierten Pilze Österreichs — eine Checkliste der bisher nachgewiesenen Arten mit Verbreitungsangaben // Stapfia. 2001. Bd 76. P. 3—167.

Kirk P. M., Ansell A. E. Authors of fungal names. Plymounth, 1992. 95 p.

Nordin A. Taxonomy and phylogeny of *Buellia* species with pluriseptate spores (*Lecanorales, Ascomycotina*) // Symb. Bot. Ups. 2000. Vol. 33. N 1. P. 1—117.

Orange A. The *Verrucaria fuscella* group in Great Britain and Ireland // The Lichenologist. 2004. Vol. 36. N 3—4. P. 173—182.

Santesson R., Moberg R., Nordin A., Tønsberg T., Vitikainen O. Lichen-forming and lichenicolous fungi of Fennoscandia. Uppsala, 2004. 359 p.

Wirth V. Die Flechten Baden-Württembergs. Stuttgart, 1995. Teil 1—2. 1006 p.

SUMMARY

18 lichen species are reported from Orenburg Region as new to the flora of Ural Mountains. *Collema coccophorum* and *Staurothele ambrosiana* are new to Russia.

УДК 582.949.1(470.5) Бот. журн., 2005 г., т. 90, № 11

© П. В. Куликов

LAGOCHILUS ACUTILOBUS (*LAMIACEAE*) — НОВЫЙ ВИД ДЛЯ ФЛОРЫ РОССИИ

P. V. KULIKOV. *LAGOCHILUS ACUTILOBUS* (*LAMIACEAE*), A NEW SPECIES TO THE FLORA OF RUSSIA

Ботанический сад УрО РАН
620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202
E-mail: kulikov_botgard@mail.ru

Поступила 22.12.2004
Окончательный вариант получен 14.02.2005

Приведены сведения о находке в России северотуранского вида *Lagochilus acutilobus* на Южном Урале (Оренбургская обл.). Кроме того этот вид и род являются новыми для флоры Европы. Описаны условия произрастания вида и состав сообщества в обнаруженном местонахождении, имеющем реликтовый характер. Обсуждаются меры по охране вида.

Ключевые слова: *Lagochilus acutilobus*, Европа, Россия, Южный Урал, Оренбургская обл.

Во время полевых исследований в центральной части Оренбургской обл. весной 2004 г. на горе Верблюжка, находящейся на правобережье р. Урал в 135 км к востоку от Оренбурга, нами было обнаружено растение из семейства губоцветных, отличающееся от всех его представителей, известных до сих пор во флоре Южного Урала. Растение, собранное нами на ранних этапах вегетации, по всем признакам можно было отнести к среднеазиатскому роду *Lagochilus*. Летом того же года нами был специально собран в этом местонахождении материал в фазе цветения («Южный Урал, Оренбургская обл., Беляевский р-н, правобережье р. Урал, в 4 км к западу от с. Донское, гора Верблюжка, южный склон, в разреженном петрофитном сообществе на щебнистом известняковом склоне, 30 VI 2004, П. В. Куликов» — LE, SVER). По этому материалу было установлено, что обнаруженное растение относится к северотуранскому виду *L. acutilobus* (Ledeb.) Fisch. et C. A. Mey. — наиболее северному представителю рода *Lagochilus*, основной ареал которого расположен в зоне полупустынь Западного и Северного Казахстана (Кнорринг, 1954, 1966; Кармышева, 1964; Иванов, 1966; Цукерваник, 1987). Ближайшие ранее известные местонахождения этого вида расположены значительно южнее обнаруженного нами и связаны с меловыми возвышенностями Подуральского и Эмбинского плато, в частности, в бассейнах рек Киыл, Уил и Эмба (Иванов, 1966; Дарбаева, 2003). Очевидно, обнаруженное изолированное местонахождение этого вида на правобережье р. Урал имеет реликтовый характер и свидетельствует о том, что в прошлом некоторые полупустынные туранские виды значительно дальше проникали к северу, чем в настоящее время, и достигали наиболее южной оконечности гор Урала. Это подтверждается, как будет сказано ниже, составом сообщества, в котором произрастает данный вид, и характером распространения ряда сопутствующих ему видов.

Род *Lagochilus* Bunge (в объеме, принятом его монографом Т. И. Цукерваник (1985б), т. е. с включением выделенного О. Э. Кнорринг (1966) рода *Lagochilopsis*, типом которого является рассматриваемый вид) насчитывает 44 вида. Он распространен главным образом в Ирано-Туранской флористической области Древнесредиземноморского подцарства Голарктического царства, по флористическому районированию Земли А. Л. Тахтаджяна (1978), и является одним из характерных элементов флоры этой области. Центр разнообразия рода находится в горах Средней Азии (Цукерваник, 1985а). На территории России до сих пор был известен лишь 1 его представитель — центральноазиатский вид — *L. ilicifolius* Bunge (член монотипной подсекции *Ilicifolii* Zuckervanik секции *Inermes* (Fisch. et C. A. Mey) Knorr.), заходящий из Монголии в Туву (Кнорринг, 1954; Цукерваник, 1985б). *L. acutilobus* (из подсекции *Inermes* той же секции) приводится нами впервые для флоры Южного Урала и России в целом. Кроме того, этот вид и род являются новыми для флоры Европы, так как приводимое местонахождение, как уже упоминалось, расположено на правобережье р. Урал, по которому проходит граница Европы и Азии.

Приводим номенклатурную цитату *L. acutilobus* и сведения о его географическом распространении.

Lagochilus acutilobus (Ledeb.) Fisch. et C. A. Mey., 1841, Enum. Pl. Nov. Schrenk: 31; Н. Павлов, 1938, Фл. Центр. Казахст. 3 : 107 (cum auct. comb. Bunge); Кнорр, 1954 во Фл. СССР, 21 : 164, табл. 9, рис. 1; Борис., 1954, во Фл. Туркм. 6 : 192; Введ., 1961, во Фл. Узбек. 5 : 369; Кармышева, 1964, во Фл. Казахст. 7 : 410, excl. pl. e Betpakdala, табл. 47, рис. 1; Гамаюнова, 1972, в Илл. опред. раст. Казахст. 2 : 215, excl. pl. e Betpakdala, табл. 41, рис. 6; Цукерваник, 1987, в Опред. раст. Сред. Азии, 9 : 128; В. Никитин и Гельдиханов, 1988, Опред. раст. Туркм.: 507, табл. 128, рис. 2. — *Moluccella acutiloba* Ledeb., 1831—1833, in Eichw., Pl. Nov. Casp.-Cauc.: 39, tab. 35. — *Lagochilopsis acutiloba* (Ledeb.) Knorr., 1966, Нов. сист. высш. раст. 1966: 200, рис. 1, *1*.

Распространение. Вост. Европа. Россия: Заволжье (гора Верблюжка в Беляевском р-не Оренбургской обл.). Ср. Азия. Казахстан: Актюбинская, Уральская, Атырауская и Мангышлакская области; Узбекистан: Каракалпакия — Приаральские пустыни, острова Аральского моря и восточная часть плато Устюрт; Туркменистан: плато Устюрт.

Указание для Прибалхашья — Бетпак-Дала (Кармышева, 1964) — является ошибочным и, вероятно, относится к *L. pungens* Schrenk.

В пределах ареала вид довольно значительно варьирует по количеству стеблей и их высоте, ширине лопастей листьев и степени развития на них колючих остроконечий, величине чашечек и длине шипиков на верхушках их зубцов, размерам венчиков. В обнаруженной иами популяции растения не обнаруживали изменчивости по этим признакам и имели многочисленные стебли 20—35 см выс., ромбические в очертании листья с пластинками, до половины рассеченными на 3—5 продолговатых или широколанцетных долей, у листьев вегетативной части побега на верхушке закругленных и не имеющих шипиков, реже (у наиболее верхних) с очень коротким тупым остроконечием, у листьев генеративной части побега — с очень коротким шипиком до 1 мм дл. Чашечки у растений исследованной популяции были (8)10—15 мм дл., с треугольными зубцами, в 3—4 раза более короткими, чем трубка, на верхушке вытянутыми в колючий шипик 1.5—2.5 мм дл.; венчики в 2 раза длиннее чашечки (25—30 мм дл.), с верхней губой, на 4—5 мм рассеченной на 2 треугольно-ланцетные лопасти. Очевидно, выравненность признаков растений исследованной популяции объясняется ее малой численностью и изолированным (по-видимому, уже в течение длительного времени) положением, способствовавшими обеднению изменчивости, более выраженной в пределах основного ареала вида.

Гора Верблюжка (Дюяташ), где был собран *L. acutilobus*, представляет собой трехглавый холм-останец с максимальной отметкой 329.4 м над ур. м. на правом берегу р. Урал, сложенный известняками курмаинской свиты ассельского яруса нижней перми (Зеленая..., 1996). Она неоднократно посещалась ботаниками (в конце XIX в. — Д. И. Литвиновым, во второй половине XX в. — В. М. Виноградовой, З. Н. Рябининой, М. С. Князевым, а также автором, по сборам которого из этого местонахождения был описан *Astragalus oropolitanus* Knjasev et Kulikov), привлекаемыми ее богатой петрофитно-степной флорой с большим числом редких видов. Однако *L. acutilobus* ранее никем из посещавших эту гору ботаников не обнаруживался, что, вероятнее всего, объясняется произрастанием его на очень ограниченном по площади участке почти оголенного известнякового склона с крайне разреженным и бедным по составу растительным покровом.

В приводимом местонахождении *L. acutilobus* произрастает на небольшом участке довольно крутого щебнистого известнякового южного склона, обращенного к р. Урал, в составе петрофитного полынно-разнотравного сообщества с чрезвычайно разреженным травяно-кустарничковым ярусом (общее проективное покрытие 10—15 %), в составе которого преобладают *Artemisia lerchiana* Web., *A. salsoloides* Willd., *Ephedra distachya* L., *Elytrigia pruinifera* Nevski, *Gypsophila rupestris* A. Kuprian. (*G. patrinii* auct. non Ser.); менее многочисленны *Centaurea carbonata* Klok., *Iris glaucescens* Bunge, *Galium hexanarium* Knjasev (*G. octonarium* auct. non (Klok.) Soó), *Kochia prostrata* (L.) Schrad., *Zygophyllum pinnatum* Cham., *Sterigmostemum tomentosum* (Willd.) Bieb., *Tulipa biflora* Pall., *Tanacetum kittaryanum* (C. A. Mey.) Tzvel., *Linaria uralensis* Kotov (*L. altaica* auct. non Fisch. ex Kuprian.), *Atraphaxis frutescens* (L.) C. Koch; единично встречаются по окраинам участка заходящие из соседних сообществ *Echinops ruthenicus* Bieb., *Centaurea ruthenica* Lam., *Allium globosum* Bieb. ex Redouté, *Astragalus medius* Schrenk, *Krascheninnikovia ceratoides* (L.) Gueldenst., *Ferula caspica* Bieb., *Tragopogon marginifolius* Pavl., *Asparagus inderiensis* Blume ex Ledeb., *Caragana frutex* (L.) C. Koch.[1]

Петрофитные сообщества южного склона горы Верблюжка включают, наряду с восточноевропейскими (*Artemisia salsoloides*, *Centaurea carbonata*, *Galium hexanarium*, *Echinops ruthenicus*, *Jurinea ledebourii* Bunge), восточноевропейско-казахстанскими (*Artemisia lerchiana*, *Ferula caspica*, *Astragalus rupifragus* Pall., *Oxytropis floribunda* (Pall.) DC., *Scabiosa isetensis* L., *Agropyron desertorum* (Fisch. ex Link) Schult.), южносибирско-казахстанскими (*Iris glaucescens*, *Zygophyllum pinnatum*), поволжско-южноуральскими (*Tanacetum kittaryanum*, *Astragalus wolgensis* Bunge, *Hedysarum razoumovianum* Fisch. et Helm) и южноуральскими эндемичными (*Elytrigia pruinifera*, *Linaria uralensis*, *Hedysarum argyrophyllum* Ledeb.) горио-степными элементами, ряд видов с очень южным (преимущественно северотуранским) характером распространения, для которых это местонахождение — одно из самых северных (или даже самое северное) на Южном Урале: *Tragopogon marginifolius*, *Asparagus inderiensis*, *Gypsophila rupestris*, *Astragalus medius*, *A. temirensis* M. Pop., *Tulipa biflora* (крымско-переднеазиатско-казахстанский), *Rindera tetraspis* Pall. (причерноморско-казахстанско-южносибирский). Среди них особенно примечателен *Tragopogon marginifolius*, известный на Южном Урале только из этого местонахождения, значительно удаленного на север от основного ареала (на территории России этот вид известен еще из двух местонахождений в Астраханской обл.). Таким образом, находка *Lagochilus acutilobus* совсем не случайна, и этот вид пополняет состав северотуранского флористического комплекса в его реликтовом эксклаве на известняках правобережья Урала. Очевидно, данное местонахождение является свидетельством прежнего распространения туранских видов гораздо севернее их современной границы, которая у некоторых упомянутых видов проходит в Урало-Илекском междуречье, а у других — на Подуральском плато. Большинство упомянутых туранских видов (кроме *Tragopogon marginifolius*) встречается на меловых возвышенностях Подуральского плато на крайнем юге Оренбургской обл. (левобережье р. Илек в Соль-Илецком р-не), но *Lagochilus acutilobus* здесь до сих пор не обнаружен, хотя известен в пределах той же полосы меловых гор далее к югу, на территории Казахстана (Дарбаева, 2003).

---

[1] Названия растений приведены по сводке С. К. Черепанова (1995).

Гора Верблюжка объявлена ландшафтным и геолого-геоморфологическим памятником природы Оренбургской обл. (Зеленая..., 1996). Несомненно, богатая петрофитно-степная флора этого урочища, включающая ряд чрезвычайно редких видов, также заслуживает охраны. Кроме того, нуждается в охране довольно богатая фауна этого местонахождения: здесь имеются колонии сурков и пищух, встречается большое число редких видов насекомых, причем для нескольких видов ночных и одного вида дневных бабочек эта гора является locus classicus. Вероятно, оптимальным решением в данном случае было бы создание на этой территории заказника или присоединение ее к Оренбургскому степному заповеднику. Для обеспечения мер охраны единственной известной популяции *Lagochilus acutilobus* на территории России, по нашему мнению, было бы целесообразным внести этот вид в «Красную книгу Российской Федерации».

Благодарности

Автор выражает глубокую признательность В. Н. Ольшвангу (Институт экологии растений и животных Уральского отделения РАН, Екатеринбург, Россия) и K. Nupponen (Хельсинки, Финляндия) за помощь в организации и проведении полевых исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Дарбаева Т. Е. Флора меловых возвышенностей Северо-Западного Казахстана: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 2003. 51 с.

Зеленая книга Оренбургской области: Кадастр объектов Оренбургского природного наследия / Под ред. А. А. Чибилева. Оренбург, 1996. 260 с.

Иванов В. В. Губоцветные Северного Прикаспия // Матер. по флоре и растительности Северного Прикаспия. Л., 1966. Вып. 2. Ч. 2. С. 64—129.

Кармышева Н. Х. Род *Lagochilus* Bunge — Зайцегуб // Флора Казахстана. Алма-Ата, 1964. Т. 7. С. 408—418.

Кнорринг О. Э. Род *Lagochilus* Bunge — Зайцегуб // Флора СССР. М.; Л., 1954. Т. 21. С. 160—181.

Кнорринг О. Э. *Lagochilus* — новый род сем. губоцветных // Новости систематики высших растений. М.; Л., 1966. С. 197—200.

Тахтаджян А. Л. Флористические области Земли. Л., 1978. 247 с.

Цукерваник Т. И. Род *Lagochilus* Bunge (*Labiatae*) и центры его современного видового разнообразия // Узб. биол. журн. 1985а. № 4. С. 30—32.

Цукерваник Т. И. Система рода *Lagochilus* (*Lamiaceae*) // Бот. журн. 1985б. Т. 70. № 9. С. 1186—1190.

Цукерваник Т. И. Род *Lagochilus* Bunge — Зайцегуб // Определитель растений Средней Азии. Ташкент, 1987. Т. 9. С. 119—131.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

SUMMARY

Information on the first record of *Lagochilus acutilobus* in the South Urals (Orenburg Region) is given. The species is new to the flora of Russia and Europe. Habitat conditions and the community composition in the locality have relic characters. The species needs conservation; possible ways of this proposed.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92(47 + 57) : 58

© **С. В. Саксонов,[1] Г. С. Розенберг,[1] В. В. Соловьева,[2] А. А. Устинова[2]**

ВЛАДИМИР ИВАНОВИЧ МАТВЕЕВ
(к 70-летию со дня рождения)

S. W. SAKSONOV, G. S. ROZENBERG, V. V. SOLOVJOVA, A. A. USTINOVA.
VLADIMIR IVANOVICH MATVEEV (TO THE 70-YEARS ANNIVERSARY)

[1] Институт экологии Волжского басссйна РАН
445003 Тольятти, ул. Комзина, 10
E-mail: ccology.attack.ru; ievbras2005@mail.ru
[2] Самарский государствснный педагогичсский университет
443009 Самара, ул. Антонова-Овсеенко, 26
Поступила 25.01.2005

В 2004 г. профессору В. И. Матвееву, крупному ученому в области геоботаники, флористики, гидроботаники, экологии и охраны окружающей среды, исполнилось 70 лет. Родился Владимир Иванович в Куйбышеве 31 декабря 1934 г. и воспитывался в семье, которая с детства прививала ему любовь к окружающему миру. Бабушка, Анна Николаевна, выращивала много комнатных растений, отец, Иван Владимирович, был человеком пытливым, он работал начальником геодезической службы г. Куйбышева, а в душе был астрономом и все свободное время посвящал науке. Вероятно, от них и передался мальчику интерес к изучению природы. В школьные годы Владимир занимался на станции юннатов, во Дворце пионеров, где создал большую коллекцию кактусов, успешно прививал их, проводил различные опыты. Юный ботаник участвовал в олимпиадах и выставках, на одном из Всесоюзных конкурсов занял 1-е место и попал на страницы газеты «Пионерская правда». Будучи школьником, участвовал в Выставке достижений народного хозяйства в Москве. Все это предопределило выбор будущей профессии и научных интересов, которым В. И. Матвеев верен всю жизнь.

На 1-м курсе увлеченный студент Куйбышевского государственного педагогического института (КГПИ) был замечен профессором кафедры ботаники В. Е. Тимофеевым и приглашен в ботанический кружок. Первое научное сообщение студента 2-го курса В. Матвеева было посвящено изучению особенностей размножения стрелолиста обыкновенного. В 1958 г. В. И., закончив с «отличием» факультет естествознания, был оставлен на кафедре ботаники лаборантом, а позднее поступил в аспирантуру в Саратовском государственном университете. После ее окончания в 1963 г. защитил кандидатскую диссертацию «Флора и растительность водоемов Средней Волги и ее притоков». Официальным научным руководителем диссертации был кандидат биологических наук, доцент Саратовского государственного университета И. И. Худяков, а главным вдохновителем и консультантом по всем возникающим вопросам был заведующий кафедрой ботаники Куйбышевского педагогического института профессор В. Е. Тимофеев. В этот период научной деятельности они вместе на мотоциклах проехали почти все волжские прито-

ки и озера, исследуя прибрежно-водную флору, в результате чего Средняя Волга перестала быть белым пятном в отношении флористической изученности, а в научных сборниках и на страницах «Ботанического журнала» появилось много публикаций о флористических находках, биологии макрофитов, закономерностях формирования флоры и растительности естественных и искусственных водоемов.

В 1983 г. В. И. Матвеев защитил докторскую диссертацию «Динамика растительности водоемов под влиянием природных и антропогенных факторов» в Институте экологии растений и животных УНЦ АН ССР.

С 1983 по 1993 г. профессор В. И. Матвеев занимается ответственной административной работой на должности декана биолого-химического факультета, а позднее проректора по научной работе КГПИ (ныне Самарского государственного педагогического университета). При этом он продолжал полевые исследования, публикуя научные статьи, монографии, учебные пособия, читал лекции учителям и студентам, участвуя в научных конференциях самого разного уровня.

Для растительности водоемов речных долин В. И. разработал систему элементарных территориальных единиц надфитоценотического уровня. Получены данные об их экологии, внутренней организации, возрастных особенностях и динамических тенденциях, определено положение среди других фитоценохор речной долины, создана генетическая классификация террасовых озер-стариц. Его работы способствуют решению проблемы освоения обширных мелководий естественных и искусственных водоемов бассейна Средней Волги. В. И. опубликовано около 300 научных работ, в том числе такие фундаментальные, как «Флора водоемов Средней Волги и ее притоков» (1969), «Растительность естественных водоемов бассейна Средней Волги» (1973), «Динамика растительности водоемов бассейна Средней Волги» (1990), «Водяной орех: проблема восстановления ареала вида» (в соавторстве с М. П. Шиловым) (1996), «Дикий рис: экология, биология, практическое значение» (в соавторстве с В. В. Соловьевой) (1997), «Экология водных растений» (в соавторстве с В. В. Соловьевой и С. В. Саксоновым) (2004).

Читаемые профессором В. И. Матвеевым в Самарском государственном педагогическом университете лекционные курсы и проводимые им практические занятия отличаются высоким научно-методическим уровнем. В. И. побывал во многих природно-климатических зонах земного шара, на всех материках, кроме Австралии и Антарктиды, благодаря чему на лекциях студенты могут заочно, с помощью многочисленных слайдов, побывать в горных системах, пустынях, влажном тропическом лесу и среди кактусовых лесов в горах Сиера-Маэстра на Кубе. Куба, Болгария, Ирландия, Канада, Цейлон, Индия, Египет, Центральный Ямал, Сахалин, Алтай, Байкал — это далеко не полный перечень географических пунктов, о которых узнают на лекциях студенты-биологи и географы. При этом профессор всегда подчеркивает, что природу необходимо изучать начиная с родного края, демонстрируя живописные слайды об удивительных уголках Самарского Поволжья.

В. И. ведет большую научно-педагогическую деятельность. Кроме того, он читает лекционные курсы по ботанике, биогеографии, охране окружающей среды, с 1993 г. он руководит аспирантурой, выпускники которой стали кандидатами наук и доцентами.

В. И. написал или принял участие в качестве соавтора в издании многочисленных книг, методических пособий и разработок. Среди них следует отметить такие, как «Водные растения Куйбышевской области» (1964), «Водные растения как объект изучения в школе» (1979), «Природа Самарской Луки» (1986), «Растения Самарской области, занесенные в „Красную книгу" РСФСР» (1999), «Атлас Самарской области» (1999), «Ботаническое краеведение» (2000).

В. И. творческий человек, с ним очень легко работать, не случайно его соавторами являются 68 ученых, это коллеги по кафедре, сотрудники различных научных учреждений и учебных заведений и, конечно, ученики — студенты-дипломники, аспиранты, молодые ученые.

По инициативе В. И. в педагогическом университете была создана хоздоговорная учебно-производственная экологическая лаборатория, научным руководителем которой он является. В ее задачу входит разработка проектов и рекомендаций по очистке и доочистке сточных вод с использованием высших растений для предприятий Самарской обл. По данной проблеме им получено несколько авторских свидетельств и патентов. В настоящее время в лаборатории разрабатывается тема «Взаимодействие человека и природы на границе Европы и Азии от древности до современности».

В. И. ведет большую общественную работу. С 1965 г. — член Самарского отделения Русского Ботанического общества (РБО), в настоящее время является его председателем, входит в состав Центрального совета РБО, активно участвует в работе секции охраняемых природных территорий Самарского областного совета ВООП. Он принимал участие в выявлении нескольких десятков памятников природы, которые описаны в книгах «Памятники природы Куйбышевской области» (1986), «Природа Куйбышевской области» (1990), «Зеленая книга Поволжья» (1995), «Самарская область» (1998) и др.

В. И. Матвеев является членом диссертационного совета по защите докторских диссертаций при Институте экологии волжского бассейна РАН (г. Тольятти). Он входит в состав комиссии по присуждению губернских премий за исследования в области науки и техники.

За успехи в научно-педагогической деятельности В. И. Матвеев награжден почетной грамотой Министерства просвещения РСФСР и Республиканского Комитета профсоюза работников просвещения, высшей школы и научных учреждений РСФСР, знаком «За отличные успехи в работе в области высшего образования СССР» и медалью «Ветеран труда». В 2003 г., В. И. Матвеев был награжден медалью «За вклад в наследие народов России», в 2004 г. ему было присвоено звание «Почетный работник высшей школы Российской Федерации».

В. И. Матвеев — почетный член Самарского отделения общества охраны природы, почетный член Президиума Самарского регионального экологического общества, Самарской общественной гуманитарно-эстетической академии, доктор биологических наук, профессор кафедры ботаники Самарского государственного педагогического университета, академик Российской экологической академии, член-корреспондент Академии естественных наук РФ.

1959. Материалы к флоре водоемов долины р. Самары // Уч. зап. Куйб. пед ин-та. Вып. 23. С. 55—72.

1961. Гидратофиты Куйбышевской области // Уч. зап. Куйб. пед. ин-та. Вып. 35. С. 41—45.

1962. Новое местонахождение четырехгранной кувшинки в европейской части СССР // Бот. журн. Т. 48. № 7. С. 1046—1047.

1963. О цветении ряски *Lemna gibba* L. // Бот. журн. Т. 49. № 7. С. 272.

1964. Водные растения Куйбышевской области // Уч. пособие. Куйбышев: Изд-во КГПУ. 67 с.

О новых и редких растениях флоры водоемов Куйбышевской области // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. № 1. С. 103—104.

Цветение *Elodea canadensis* Rich. в водоемах Среднего Поволжья // Бот. журн. Т. 50. № 5. С. 743—744.

1965. К познанию харовых водорослей и водных мхов Куйбышевской области // Уч. зап. Куйб. пед. ин-та. Вып. 47. С. 81—83.

1966. О новых видах растений для Куйбышевской области // Бот. журн. Т. 52. № 9. С. 81—83.

1968. Альгофлора непроточных водоемов Куйбышевской области // Уч. зап. Куйб. пед. ин-та. Вып. 68. С. 90—99.

Об оптимальной глубине произрастания эдификатора ассоциаций водоемов Средней Волги и ее притоков // Уч. зап. Куйб. пед. ин-та. Вып. 54. С. 89—97.

О путях формирования растительности будущего Саратовского водохранилища // Там же. С. 45—52.

1969. О новых видах адвентивных растений для Куйбышевской области // Науч. докл. высш. шк. № 1. С. 72—73. (Совместно с Л. А. Евдокимовым и А. М. Зотовым).

Очерк Истории изучения флоры и растительности водоемов в СССР // Уч. зап. Куйб. пед. ин-та. Вып. 68. С. 100—125.

Флора водоемов Средней Волги и ее притоков // Там же. С. 30—78.

Lepidium apetalum Willd. в Куйбышевской области // Науч. докл. высш. шк. № 2. С. 139.

1970. Динамические тенденции растительности водоемов речных террас бассейна Средней Волги // Вопросы морфологии и динамики растительного покрова. Уч. зап. Куйб. пед. ин-та. Вып. 85. С. 50—90.

О морфологии растительности водоемов бассейна Средней Волги // Уч. зап. Куйб. пед. ин-та. Вып. 73. С. 88—102.

О морфологии фитоценозов средневолжских водоемов // Вопросы морфологии и динамики растительного покрова. Уч. зап. Куйб. пед. ин-та. Вып. 85. С. 91—108.

1971. Новое для Куйбышевской области адвентивное растение // Бот. журн. Т. 57. № 6. С. 856.

О классификации растительности средневолжских водоемов // Тез. докл. совещ. по классиф. раст. Л. С. 52—53.

1973. К анализу флоры водоемов Куйбышевской области // Вопросы морфологии и динамики растительного покрова. Науч. тр. Куйб. пед. ин-та. Т. 107. Вып. 2. С. 12—23.

Новое местонахождение печеночного мха *Ricciocarpus natans* (L.) Corda в европейской части СССР // Бот. журн. Т. 59. № 1. С. 126—127.

Растительность естественных водоемов бассейна Средней Волги // Вопросы морфологии и динамики растительного покрова. Науч. тр. Куйб. пед. ин-та. Т. 119. Вып. 3. С. 3—61.

Формирование флоры и растительности Саратовского водохранилища в первые годы его существования // Вопросы морфологии и динамики растительного покрова. Науч. тр. Куйб. пед. ин-та. Т. 119. Вып. 3. С. 62—89.

Цицаиия широколистиая в Куйбышевской области и взаимоотношения ее с видами местной флоры // Вопросы морфологии и динамики растительного покрова. Науч. тр. Куйб. пед. ин-та. Т. 107. Вып. 2. С. 63—69 (Совместно с А. М. Зотовым).

1974. Опыт подразделения растительности озер-стариц речных террас бассейна Средней Волги на простейшие структурные элементы // Вопросы морфологии и динамики растительного покрова. Науч. тр. Куйб. пед. ин-та. Т. 132. Вып. 4. С. 3—16.

О темпах развития растительности террасовых озер-стариц // Там же. С. 60—72.

О характере изменений растительного покрова поймы Волги под влиянием Саратовского водохранилища // Там же. (Совместно с В. Е. Тимофеевым и А. А. Калининой).

Эволюционные ряды и генетические связи структурных элементов растительности озер-стариц речных террас бассейна Средней Волги // Там же. С. 17—25.

1975. Опыт культуры водяного ореха в водоемах Куйбышевской области // Вопросы морфологии и динамики растительного покрова. Науч. тр. Куйб. пед. ин-та. Т. 163. Вып. 5. С. 68—84. (Совместно с М. П. Шиловым и А. М. Зотовым).

О явлении сменнодоминантности в фитоценозах макрофитов водоемов бассейна Средней Волги // Там же. С. 26—31.

1976. О новых для Куйбышевской и Оренбургской областей видах растений // Бот. журн. Т. 62. № 7. С. 980—981. (Совместно с Е. Г. Бирюковой, Н. С. Симаковой, А. М. Зотовым).

Памяти Александра Федоровича Терехова // Бот. жури. Т. 62. № 12. С. 1768—1769. (Совместно с В. Е. Тимофеевым).

1977. Водные растения Жигулевского заповедника // Интродукция, акклиматизация растений, их охрана и использование. Куйбышев: изд-во. С. 45—51. (Совместно с Т. И. Плаксиной).

Некоторые закономерности в формировании флоры прудов, созданных в долинах малых рек существования // Вопросы морфологии и динамики растительного покрова. Науч. тр. Куйб. пед. ин-та. Т. 207. Вып. 6. С. 13—39. (Совместно с Е. Г. Бирюковой, Н. С. Симаковой, А. М, Зотовым).

Новые данные о флоре Куйбышевской области // Бот. журн. Т. 63. № 9. С. 1330—1331. (Совместно с Н. С. Симаковой, М. С. Гореловым, А. А. Устиновой).

О влиянии антропогенных факторов на растительность озер-стариц существования // Вопросы морфологии и динамики растительиого покрова. Науч. тр. Куйб. пед. ин-та. Т. 207. Вып. 6. С. 73—76.

О принципах классификации растительности террасовых озер-стариц // V Всесоюз. совещ. по классиф. растительности (тез. докл.). Новосибирск. С. 54—56.

О цветении рясок (*Lemnaceae*) в водоемах Заволжья // Бот. журн. Т. 63. № 9. С. 1498—1500.

Флора прудов Куйбышевской области // Интродукция, акклиматизация растений, их охрана и использование. КГУ, 1977. С. 62—68. (Совместно с А. М. Зотовым).

Формирование флоры прудов некоторых малых рек Куйбышевского Заволжья // I Всесоюз. конф. по высшим водным и прибрежно-водным растениям. Ин-т биологии внутренних вод АН СССР. Борок. С. 23—25.

1978. К изучению фауны фитоценозов водяного ореха Куйбышевской области // Интродукция, акклиматизация растений, их охрана и использование. Куйбышев: Изд-во КГУ. С. 100—113. (Совместно с С. И. Павловым).

Редкие и исчезающие растения водоемов Куйбышевской области // Там же. С. 48—56.

1979. Водные растения как объект изучения в школе // Уч. пособие. Куйбышев: Изд-во КГПИ. 63 с.

Опыт интродукции водяного ореха из Владимирской области в Саратовское водохранилище // Бот. журн. Т. 65. № 8. С. 1218—1222. (Совместно с М. П. Шиловым).

Опыт эколого-географического анализа флоры Самарской Луки // Флора и растительность Среднего Поволжья. Ульяновск. С. 43—49 (Совместно с В. Е. Тимофеевым, Л. А. Евдокимовым, Н. С. Симаковой).

Сосудистые растения Куйбышевской области // Вопросы биогеоценологии, экологии и охраны природы в степной зоне. Куйбышев. Вып. 4. С. 72—113. (Совместно с О. А. Мозговой и С. К. Кропотовым).

Фрагменты каменистых степей Жигулевских гор в Заволжье // Морфология и динамика растительного покрова. Науч. тр. Куйб. пед. ин-та. Т. 229. Вып. 7. С. 16—24. (Совместно с Т. И. Плаксиной и Н. С. Симаковой).

1980. Флора Куйбышевской области и перспективы ее изучения // Матер. рабоч. совещ. по картированию ареалов видов флоры Европы. М. С. 19—21. (Совместно с Т. И. Плаксиной).

1982. Новые виды растений для флоры Куйбышевской области // Бот. журн. Т. 68. № 1. С. 114—115. (Совместно с Е. Г. Бирюковой, Н. С. Ильиной, А. А. Устиновой).

Флористический состав каменистых степей Жигулевского государственного заповедника и окрестностей с. Чубовки // Интродукция, акклиматизация, охрана и использование растений. Куйбышев: Изд-во КГУ. С. 86—97. (Совместно с Т. И. Плаксиной).

1983. Динамика флоры Белого озера за последние 80 лет // Сложение и динамика растительного покрова. Науч. тр. Куйб. пед. ин-та. С. 62—71.

Растительность пойменных озер р. Белой и их санитарно-биологические условия в связи с заполнением Нижне-Камского водохранилища // Там же. С. 81—92. (Совместно с А. П. Махиня, П. И. Елисеевым, М. П. Прошиным и др.).

Caryophyllaceae (*Alsinoideae* and *Paronychioideae*) // Atlas Florale Europaelale E. Distribution of vascular plants in Europe. Helsinki. Vol. 6. 169 p. (Совместно с Т. И. Плаксиной и др.).

1984. О комплексности растительности водоемов бассейна Средней Волги // Интродукция и акклиматизация растений в Поволжье и на Урале. Куйбышев: Изд-во КГУ. С. 59—65.

Основные результаты интродукции некоторых ценных макрофитов в водоемах Куйбышевской области // Там же. С. 43—48.

Формирование флоры и растительности Куйбышевского обводнительно-оросительного канала // Охрана растений в Поволжье и на Урале. Куйбышев. С. 59—65. (Совместно с Ю. Х. Новоженином).

1985. Натурализация абрикоса в окрестностях г. Куйбышева // Интродукция и акклиматизация, охрана и использование растений. Куйбышев. С. 57—60. (Совместно с В. А. Молчановым).

Сезонная динамика некоторых ассоциаций Волжских водохранилищ // Сезонная ритмика биоценозов. АН СССР, геогр. общ-во СССР. Моск. филиал. С. 77—84. (Совместно с И. А. Скальской, Ю. Е. Егоровым, И. Д. Голубевой и др.).

1986. Природа Самарской Луки // Уч. пособие. Куйбышев: Изд-во КГПУ. 89 с. (Совместно с В. Е. Тимофеевым, Ю. К. Рощевским, Т. И. Плаксиной и др.).

1987. Atlas Florae Europaeae. Helsinki. Vol. 7. P. 1015; 1080. (Совместно с Т. И. Плаксиной и др.).

1988. Антропогенные изменения флоры Куйбышевской области // Актуальные вопросы ботаники в СССР: Тез. докл. 8 делегат. съезда ВБО. Алма-Ата. С. 419—420. (Совместно с Н. С. Ильиной и А. А. Устиновой).

Растительноеть водоемов бассейна Средней Волги // Тез. докл. 2-й Всесоюз. конф. по высшим водным и прибрежно-водным растениям. Борок. С. 101—102.

Флора и растительность минерализованных водоемов Куйбышевской области // Там же. С. 55—56. (Совместно с А. А. Устиновой).

1989. Динамика растительности водоемов речных долин бассейна Средней Волги // Флористические исследования и требования ботаники в связи с перестройкой высшей школы. Дальневосточный гос. ун-т. Владивосток. С. 37—42.

1990. Влияние антропогенного фактора на формирование флоры и растительности прудов г. Куйбынева // Интродукция, акклиматизация, охрана и использование растений. Самара. С. 114—133. (Совместно с В. В. Соловьевой).

Динамика растительности водоемов бассейна Средней Волги. Куйбышев. 192 с.

Материалы к флоре Куйбышевской области // Интродукция, акклиматизация, охрана и использование растений. Куйбышев. С. 83—103. (Совместио с А. А. Устиновой).

Памяти Виктора Евгеньевича Тимофеева // Бот. журн. Т. 75. № 9. С. 1326—1330. (Совместно с Е. Г. Бирюковой, Н. С. Ильиной, А. А. Устиновой).

Способ очистки сточных вод. Авторское свидетельство СССР № 1719320 от 5.01.1990. (Совместно с И. В. Калининым и Н. Е. Чистяковым).

1991. Вклад А. Ф. Терехова в изучение флоры Среднего Поволжья (к 100-летию со дня рождения) // Самарская Лука: Бюл. № 1. С. 182—188. (Совместно с А. А. Устиновой и Н. С. Ильиной).

Влияние антропогенного фактора на флору и растительность водоемов бассейна Средней Волги // Антропогенные изменения экосистем малых озер. Матер. Всесоюз. совещ. СПб. С. 214—216.

Флора и растительность Ветлянского водохранилища // Интродукция, акклиматизация, охрана и использование растений. Самара. С. 32—46. (Совместно с В. В. Соловьевой).

1992. Опыт интродукции цицании широколистной на мелководьях средневолжских водоемов // Новые идеи в растениеводстве и пути их реализации. Матер. конф. молодых ученых и аспирантов. М. С. 54—55. (Совместно с В. В. Соловьевой).

Профессор Илья Семенович Сидорук // Самарская Лука: Бюл. № 4. С. 252—262. (Совместио с А. А. Устиновой).

1993. Закономерности формирования растительности малых водохранилищ Самарской области // Водная растительность внутренних водоемов и качество их вод. Матер. III Всерос. конф. Петрозаводск. С. 49—50. (Совместно с В. В. Соловьевой).

Критические заметки к флоре сосудистых растений Правобережья Средней Волги // Флористические исследования в Поволжье и на Урале. Самара: изд-во СамГУ. С. 79—119. (Совместно с Т. И. Плаксиной, С. В. Саксоновым, Н. С. Ильиной, В. Н. Головиным и др.).

Основиые теоретические аспекты и методические подходы к изучению растительного покрова бассейна Средней Волги // Самарская Лука: Бюл. № 4. Самара. С. 45—55. (Совместно с Е. Г. Бирюковой, Н. С. Ильиной, А. А. Устиновой).

1994. Анализ флоры водоемов Самарской области // Флора Центральной России. Матер. науч. конф. Липецк—Москва. С. 95—97. (Совместно с Е. Г. Бирюковой и В. В. Соловьевой).

Основные закономерности формирования флоры и растительности Черновского водохранилища // Вопросы экологии и охраны природы в лесостепной и степной зонах. Самара: Изд-во СамГПУ. С. 193—197. (Совместно с В. В. Соловьевой).

Самарские пруды как объект ботанических экскурсий // Уч. пособие. Самара. 47 с. (Совместно с Т. В. Гейхман и В. В. Соловьевой).

Сравнительный анализ флоры естественных и искусственных водоемов Самарской области // IV Всерос. конф. по водным растениям. Тез. докл. Борок. С. 58—59. (Совместно с В. Г. Папченковым и В. В. Соловьевой).

Природные условия Самарской области // Самарская область (география и история, экономика и культура). Самара. С. 9—52. (Совместно с А. А. Устиновой).

1996. Водяной орех: проблема восстановления ареала вида. Самара: Изд-во СамГПУ. 185 с. (Совместно с М. П. Шиловым).

История создания и изучения искусственных водоемов Самарской области // Взаимодействие человека и природы на границе Европы и Азии. Тез. докл. конф. С. 46—49. (Совместно с В. В. Соловьевой).

К познанию флоры материковых водоемов Жигулевского заповедника // Самарская Лука: Бюл. № 7. С. 213—218. (Совместно с В. В. Соловьевой).

Некоторые закономерности формирования флоры и растительности озера Кольчужное в Жигулевском заповеднике // Гидробиологические исследования в заповедниках. Сб. науч. тр. М. Вып. 8. С. 134—140. (Совместно с С. В. Саксоновым).

Цицания — дикий рис: экология, биология, практическое значение. Самара: Изд-во СамГПУ. 96 с. (Совместно с В. В. Соловьевой).

1997. История формирования представлений о взаимодействии природы и человека в Самарском крае // Проблемы взаимодействия природы и человека в Среднем Поволжье. Самара. С. 7—15. (Совместно с И. Б. Васильевым и Л. А. Кошкиной).

К изучению динамики почв и растительного покрова Центрального Ямала // Проблемы взаимодействия природы и человека в Среднем Поволжье. Самара. С. 31—39. (Совместно е И. В. Ивановым).

От покорения природы к гармонии с ней // Там же. С. 59—61. (Совместно с И. Б. Васильевым).

Природные условия Самарской области // Самарская область. Самара. С. 8—38. (Совместно с А. А. Устиновой).

Способ очистки сточных вод. Патент № 2081852, зарегистрирован в Государственном реестре изобретений 20 июня 1997 г. (Совместно с Н. Е. Чистяковым и Ю. Р. Кузнецовым).

Современное состояние растительного покрова Самарской Луки и проблемы его охраны // Матер. к докл. «Состояние природного и культурного наследия Самарской Луки. Самарская Лука на пороге третьего тысячелетия». Тольятти. С. 73—76. (Совместно с С. В. Саксоновым).

Флора и растительность материковых водоемов Жигулевского заповедника // Там же. С. 105—109. (Совместно с В. В. Соловьевой и С. В. Саксоновым).

Экология растительных сообществ карстовых структур и вопросы их охраны // Вопросы экологии и охраны природы в лесостепной и степной зонах. Самара. С. 34—43. (Совместно с А. Е. Митрошенковой).

1998. Закономерности формирования флоры и растительности заповедного озера Кольчужного // Матер. к докладу «Состояние природного и культурного наследия Самарской Луки. Самарская Лука на пороге третьего тысячелетия». Тольятти. С. 109—112. (Совместно с С. В. Саксоновым).

К изучению закономерностей формирования растительного покрова провальных карстовых воронок Самарской области // Самарская Лука: Бюл. № 9—10. С. 143—151. (Совместно с А. Е. Митрошенковой).

Растения Самарской области, занесенные в Красную книгу РСФСР // Уч. пособие. Самара. 88 с. (Совместио с А. А. Устиновой, Н. С. Ильиной, Е. Г. Бирюковой, В. В. Соловьевой).

2000. Водные растения Красной книги Самарской области // Гидроботаника — 2000. Тез. докл. V Всерос. конф. по водным растениям. Институт биологии внутренних вод РАН. С. 185—186. (Совместно с С. В. Саксоновым и В. В. Соловьевой).

Динамика флоры карстового озера «Голубое» за последние 150 лет // Там же. С. 145—146. (Совместно с Н. С. Ильиной и А. Е. Митрошенковой).

Флора и растительность Куйбышевского обводнительно-оросительного канала // Там же. С. 186—187. (Совместно с А. А. Семеновым).

2001. Красная книга Самарской области: правовые и организационные аспекты // Самарская Лука: Бюл. № 11. С. 145—159. (Совместно с С. В. Саксоновым и Г. С. Розенбергом).

Папоротниковидные (*Polypodipsida*) в Красной книге Самарской области // Там же. С. 201—215. (Совместно с С. В. Саксоновым, Е. Г. Бирюковой, Н. И. Симоновой и др.).

Состояние охраняемых природных территорий Самарской области // Культура здоровья: социальные и естественно-научные аспекты. Ч. 2. Матер. междунар. науч.-практич. конф. Самара. С. 61—76. (Совместно с А. А. Устиновой и Н. С. Ильиной).

Флора и растительность Каменного озера на Самарской Луке // Самарская Лука: Бюл. № 11. С. 308—311. (Совместно с В. В. Соловьевой).

2002. Кувшинкоцветные (*Nymphaeales*, *Nymphaeaceae*, *Ceratophyllaceae*) в Красной книге Самарской области // Самарская Лука: Бюл. № 12. С. 106—115. (Совместно с Н. В. Коневой, В. В. Соловьевой, С. В. Саксоновым).

2003. Гидрофиты Самарской области // Ботанические исследования в азиатской России. Матер. XI съезда РБО. Барнаул. Т. 1. С. 369—370. (Совместно с В. В. Соловьевой и А. А. Семеновым).

Профессор В. Е. Тимофеев: жизненный путь и вклад в биологическую науку // Заповедное дело России: принципы, проблемы, приоритеты. Бахилова Поляна. Т. 2. С. 134—143. (Совместно с А. А. Устиновой, Н. С. Ильиной, Е. Г. Бирюковой, В. В. Соловьевой).

2004. Алина Алексеевна Устинова (к 70-летию со дня рождения) // Самарская Лука: Бюл. № 14. С. 285—293. (Совместно с В. В. Соловьевой, А. А. Устиновой, С. В. Саксоновым).

Осокоцветные (*Cyperales*, *Cyperaceae*) и Лилиецветные (*Liliales* s. l.) в Красной книге Самарской области // Изв. Самарск. науч. центра РАН. Природное наследие России. Спец. Вып. Ч. 2. С. 221—244. (Совместно с С. В. Саксоновым, Т. И. Плаксиной, В. И. Матвеевым и др.).

Экология водных растений // Уч. пособие. Самара: Изд-во Самарск. науч. центра РАН. 231 с. (Совместно с В. В. Соловьевой и С. В. Саксоновым).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 58

© Е. А. Волкова, В. А. Мельник

VEGETATION CONSTRUCTION ON THE LOESS PLATEAU/EDITOR-IN-CHIEF YIMIN LIANG. YANGLING, 2003. 127 P. (ВОССТАНОВЛЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ЛЕССОВОГО ПЛАТО) / ПОД РЕД. ЧЖИМИН ЛЯНГ. 2003. 127 С.

E. A. VOLKOVA, V. A. MELNIK (A REVIEW).
VEGETATION CONSTRUCTION ON THE LOESS PLATEAU /
EDITOR-IN-CHIEF YIMIN LIANG. YANGLING, 2003. 127 P.

197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
E-mail: melnik@vm4779.spb.edu

Поступила 10.03.2005

В 2003 г. в Китае опубликована книга, посвященная результатам многолетних работ по восстановлению растительности на Лессовом плато. Авторы монографии — ученые Института охраны почв и воды Академии наук и Министерства водных ресурсов Китая, который находится в г. Янлинь провинции Шэньси — в центральной части Лессового плато.

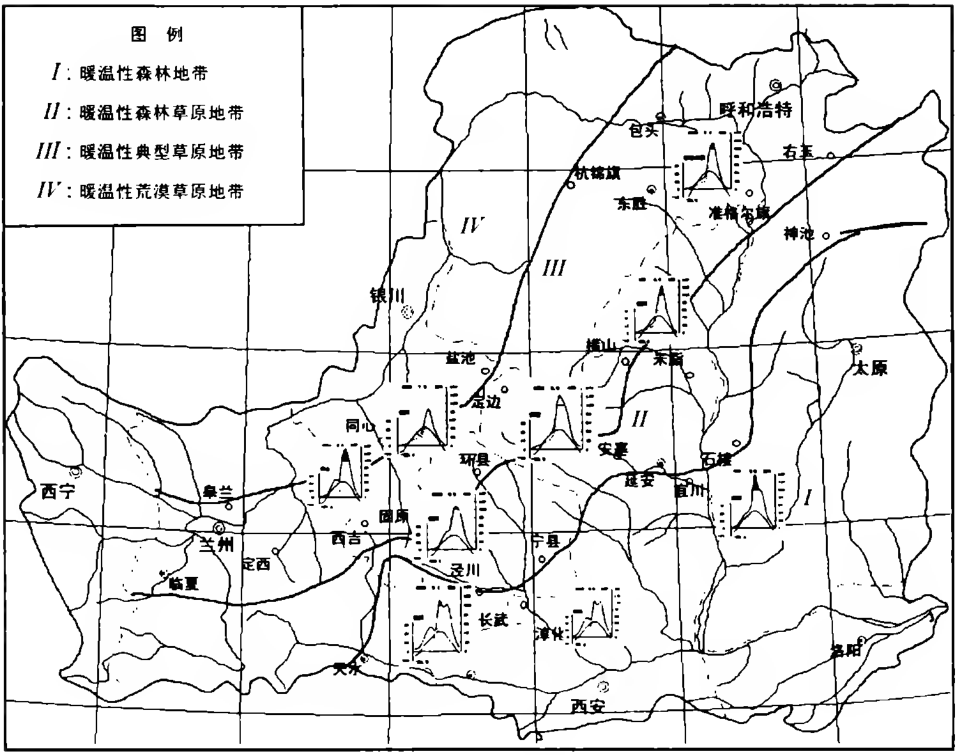
Как известно, Лессовое плато Китая — центр китайской культуры и сельского хозяйства. Несколько тысячелетий интенсивного использования земель привели к сильной деградации растительности и почвенного покрова, а местами и к полному их уничтожению.

Китайские ученые провели обширные работы по изучению и предотвращению почвенной эрозии, разработали и реализуют систему восстановления лесной, кустарниковой и травянистой растительности на значительных площадях Лессового плато. В монографии изложены основные подходы к рекультивации земель и результаты восстановления растительного покрова этого региона. Книга состоит из 6 глав, она богато иллюстрирована цветными фотографиями, которые дают яркое представление о ландшафтах и растительности Лессового плато. Текст книги изложен на китайском и английском языках.

1-я глава книги посвящена зональным особенностям климата и почв Лессового плато и характеристике растительности основных зон (см. рисунок). Следует подчеркнуть, что все разработки китайских ученых по рекультивации почв и восстановлению растительности основаны на детальных исследованиях зональных особенностей природной среды. На территории Лессового плато выделяются 4 зоны, которые сменяют друг друга с юго-востока на северо-запад: теплоумеренные леса, лесостепь, настоящие и пустынные степи. Такой почти меридиональный характер зональности связан с действием Тихоокеанского муссона. В книге приводятся климатические данные по среднегодовому количеству осадков и темпе-

黄土高原植被地带图

The map of vegetation zones on Loess Plateau



Карта зон растительности Лессового плато.

ратуре воздуха, коэффициенты аридности и сведения о типах почв по всем 4 зонам.

Далее дается краткая характеристика растительности каждой из зон. В лесной зоне коренным типом являются листопадные широколиственные леса из *Quercus liaotungensis* и некоторых других дубов, сосновые леса из *Pinus tabulaeformis*. В лесостепной зоне леса практически не сохранились, здесь представлены кустарниковые заросли из *Ostryopsis davidiana*, *Sophora viciifolia*, *Spiraea pubescens*, *Syringa oblata* и др. на северных склонах и бородачевые (*Bothriochloa ischaemum*) степи — на южных. В зоне настоящих степей наиболее распространенными являются сообщества с доминированием *Stipa bungeana*, а в пустынных степях — сообщества *S. breviflora* с участием полукустарничков. Все основные растительные сообщества, доминирующие виды и ландшафты Лессового плато продемонстрированы на прекрасных фотографиях.

2-я глава книги называется «Проблемы восстановления». В ней авторы указывают на основные трудности восстановления растительности, которые связаны с неудачным подбором видов; низкой выживаемостью высаженных растений (например, сохраняется только 25 % искусственных лесов); низкой средообразующей ролью моновидовых посадок с несформированной структурой; недостаточным вниманием к восстановлению травянистого покрова, который занимал раньше 30—40 % площади.

3-я глава посвящена теории и технологии восстановления растительности. В ней говорится о 3 основных положениях, на которых основано восстановление растительного покрова на Лессовом плато.

1. Реконструкция растительности должна основываться на природных закономерностях ее распределения. Каждая зона характеризуется различным составом, структурой и биомассой формирующей ее растительности. Это необходимо учитывать при восстановлении растительного покрова. Например, *Pinus tabulaeformis* хорошо растет в лесной зоне совместно с другими древесными породами, тогда как в зоне настоящих степей ее посадки большими массивами невозможны из-за недостатка увлажнения. Для степной зоны оптимальны посадки трав и кустарников.

2. Использование доминантных видов. Растения-доминанты лучше других адаптируются к условиям своей зоны.

3. Моделирование естественной структуры растительных сообществ, создание многоярусных и многовидовых сообществ. Одновременные посадки деревьев, кустарников и трав дают значительно больший экологический эффект. В таких посадках уже в течение первых 2—4 лет происходит задернение поверхности почвы, что приостанавливает эрозию и уменьшает испарение влаги. Через 3—5 лет происходит формирование кустарникового яруса, а затем устойчивого лесного сообщества. В регионах с дефицитом влаги, каковым является Лессовое плато, очень важно и создание многоярусной подземной структуры сообществ, когда растения разных жизненных форм имеют различную длину корневой системы.

В 4-й главе приводятся списки видов деревьев, кустарников и трав, используемых для восстановления растительности в разных зонах. В лесной зоне для посадок на больших площадях в основном используются 3 вида: *Pinus tabulaeformis*, *Robinia pseudoacacia* (белая акация) и *Platycladus orientalis* (биота). Вдоль дорог, вокруг домов высаживаются многие виды тополей, ив, вязов и других пород. Сосну высаживают в интервале высот от 800 до 2200 м над ур. м., практически на склонах всех экспозиций. Часто ее сажают по краю сохранившихся широколиственных лесов, где начинают формироваться смешанные древостои с дубом, березой, осиной. Биота является идеальной породой для восстановления лесов на южных склонах (это ее естественное местообитание), однако сажают ее мало из-за медленного роста. Белая акация наиболее широко используется для посадок в лесной зоне. Ее родина — горные районы запада США, где она в качестве содоминанта растет в сухих дубовых лесах. На Лессовом плато она очень хорошо адаптировалась и быстро растет, образуя сомкнутый ярус уже через 4—5 лет.

В лесостепной зоне древесные виды высаживают только на склонах северной экспозиции и лишь на небольших участках (из-за дефицита влаги). Кроме белой акации и сосны здесь широко используют тополя (*Populus simonii*, *P. hopeiensis*). Наибольшее значение для восстановления растительности в этой зоне имеют кустарники. Основными видами являются *Caragana microphylla* и *Hippophaë rhamnoides*. Карагана — устойчивый вид к засухе и выпасу, хорошо растет даже на склонах южной экспозиции. Облепиха более требовательна к влаге, но быстро растет и хорошо закрепляет склоны. Ее сажают на северных склонах и в логах.

В зоне настоящих степей долгое время упор в восстановлении растительности делался на деревья (*Populus simonii*, *Pyrus betulaefolia*, *Ulmus pumila*). Однако за 20 лет деревья не достигали высоты более 5 м. В последнее время в этой зоне успешно проводится восстановление травянистой растительности. На начальной стадии деградированные склоны лессовых холмов засеиваются семенами бобовых трав: *Astragalus adsurgens*, *Medicago sativa*, *Melilotus albus*, *Onobrychis aciphylla*) и др.

В пустынных степях восстановление травянистой растительности очень затруднено. Здесь высаживают наиболее засухоустойчивые виды ив, тополей, гребенщиков. Единственный путь сохранения растительности в этой зоне — уменьшение пастбищной нагрузки и естественное восстановление растительности.

В 5-й главе приводятся интересные экспериментальные данные о водном режиме искусственных растительных сообществ. Так, расход воды у 14—16-летних древостоев белой акации в лесной зоне составляет 685—806 мм в год, тогда как годовое количество осадков здесь — 600 мм. Расход воды у сформировавшегося сообщества *Astragalus adsurgens* в степной зоне также превышал годовое количество осадков, но при этом его продуктивность была в 7.6 раза выше, чем у естественного степного сообщества. Таким образом, в период максимального роста искусственных сообществ они потребляют значительное количество воды из более глубоких почвенных горизонтов, тем самым уменьшая запасы почвенной влаги. Однако в дальнейшем происходят внедрение в эти сообщества аборигенных видов растений и постепенная динамика сообществ в сторону формирования климаксовых. При этом запасы воды в почве постепенно увеличиваются за счет уменьшения испарения с поверхности задернованной почвы. В этой же главе приводятся данные о различиях в содержании почвенной влаги на склонах разной экспозиции и в разных частях склонов одной экспозиции.

В последней главе говорится о 3 подходах к восстановлению растительности, которые необходимо использовать в разных ситуациях.

1. В районах с умеренными нарушениями возможно естественное восстановление растительности при ограничении хозяйственной деятельности. В лесной зоне необходимо предотвращать рубки и выпас скота, превышающий допустимые нагрузки. В лесостепной и степной зонах перевод деградированных участков в разряд охраняемых всего на 4 года дает увеличение покрытия травянистых растений на этих участках от 30 до 85 %, а количества видов в сообществах — с 8—13 до 15—20.

2. На участках бывших сельскохозяйственных земель с деградированными почвами и полностью уничтоженной естественной растительностью наиболее эффективно проводить посадки. При этом используются следующие технологии:

а) подготовка места. Желательно готовить место под посадку до начала сезона дождей. На пологих и длинных склонах выкапываются небольшие «бамбукообразные» (с перегородками) траншеи, а на фрагментарных склонах — веерообразные ямы. Естественную травянистую растительность следует оставлять между рядами высаженных деревьев для формирования структуры сообщества;

б) контроль качества саженцев;

в) защита от грызунов. Дикие грызуны, особенно из рода *Myospalax*, наносят большой ущерб растительности Лессового плато. Необходимы экологические, химические и физические меры защиты молодых саженцев от грызунов.

3. Для восстановления растительности на больших площадях используется аэросев семян с самолета. При этом подбираются смеси семян для каждой зоны из доминирующих, содоминирующих и хорошо интродуцируемых видов растений. В лесной зоне высеивают семена *Pinus tabulaeformis* и *Platycladus orientalis*. В лесостепной и степной зонах — преимущественно семена кустарников и трав — *Caragana microphylla*, *Hippophaë rhamnoides*, *Sophora viciifolia*, *Astragalus adsurgens*, *Lespedeza davurica*; на песчаных почвах — семена *Artemisia sphaerocephala*, *Caragana korshinskii*, *Hedysarum fruticosum*, *H. scoparium*. Этот способ восстановления растительности используется в районах с плотностью населения менее 60 человек на 1 км^2 и дает хорошие результаты.

Технология посадок и посева растений наглядно продемонстрирована на прекрасных фотографиях, так же как и результаты мероприятий по восстановлению растительности.

В конце книги приводится список латинских названий растений, используемых в тексте, и библиография, но последняя, к сожалению, только на китайском языке. Добавим, что в латинских названиях растений много опечаток и ошибок.

В целом рецензируемая монография представляет большой интерес. Опыт китайских ученых показал, что благодаря научно обоснованной системе мероприятий происходит успешное восстановление степной, кустарниковой и лесной растительности на территории, где она была практически уничтожена. Этот опыт может быть использован и в других регионах.

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANT NAMES

(Ботанический журнал. 2005. Т. 90. № 11)

Стр.

PLANTAE VASCULARES

Actinotaceae A. Konstantinova et Melikian fam. nov. 1763
Gagea cuneata Levichev et Murtazaliev sp. nov. 1767
Gagea daghestanica Levichev et Murtazaliev sp. nov. 1768

ОТ РЕДАКЦИИ

В содержание 8-го выпуска «Ботанического журнала» за 2005 год ошибочно включена статья А. Г. Лапирова «К вопросу о гидроботанической терминологии», публикация которой будет осуществлена позднее.

В этом же содержании неверно приведено название статьи М. Н. Ломоносовой. Правильное название статьи: «Новые виды семейства *Chenopodiaceae*».

Редакция приносит авторам и читателям журнала свои глубокие извинения за допущенные ошибки.

Редакция

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2005. VOL. 90. N 11)

Page

Mamushina N. S., Zubkova E. K. *CAM*-photosynthesis: distribution and ecophysiological facets . . . 1641
Shamrov I. I. Metabolite transport and possible factors of aberrant ovule formation . . . 1651

COMMUNICATIONS

Gontcharov A. A. Analysis of phylogenetic relationships in the class *Zygnematophyceae* (*Streptophyta*) based on the 18S rDNA sequence comparisons . . . 1676
Kharitonov V. G. Representatives of the family *Fragilariaceae* (*Bacillariophyceae*) in waterbodies of Beringia . . . 1693
Vinogradova E. N., Belyakova G. A. Species of *Trachelomonas* (*Euglenophyta*) in Moscow and the Moscow Region . . . 1711
Artamonov A. A. *Rosa caryophyllacea* (*Rosaceae*) in the Middle Russia . . . 1716
Ilinsky V. V., Shipunov A. B. The analysis of the variability of *Alnus* species (*Betulaceae*) by classic and geometric morphometrics . . . 1720
Koldaeva M. N., Gontcharova S. B. Morphological and anatomical characters of the seeds of *Sedoideae* species (*Crassulaceae*) of the Russian Far East . . . 1733
Lebedeva O. A., Lapirov A. G. Peculiarities of the ontogenesis of *Batrachium trichophyllum* (*Ranunculaceae*) . . . 1744

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA

Melikian A. P., Konstantinova A. I. Possible phylogenetic connections of the genus *Actinotus* Labill. (*Umbelliferae—Hydrocotyloideae*) according to the data of comparative carpology . . . 1753
Levichev I. G., Murtazaliev R. A. Two new species of *Gagea* (*Liliaceae*) from the East Ciscaucasia . . . 1765

FLORISTIC RECORDS

Merkulova O. S., Urbanavichus G. P. The lichens from Orenburg Region new to the Urals flora . . . 1771
Kulikov P. V. *Lagochilus acutilobus* (*Lamiaceae*), a new species to the flora of Russia 1779

JUBILEES AND MEMORIAL DATES

Saksonov S. W., Rozenberg G. S., Solovjova V. V., Ustinova A. A. Vladimir Ivanovich Matveev (to the 70-years anniversary) . . . 1783

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY

Volkova E. A., Melnik V. A. (*A review*). Vegetation construction on the Loess Plateau / Editor-in-chief Yimin Liang. Yangling, 2003. 127 p. . . . 1792
Index of new plant names . . . 1797

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2005. Т. 90. № 11)

Стр.

Мамушина Н. С., Зубкова Е. К. *САМ*-фотосинтез: распространение и эколого-физиологические аспекты 1641

Шамров И. И. Транспорт метаболитов и возможные причины образования аберрантных семязачатков 1651

СООБЩЕНИЯ

Гончаров А. А. Анализ филогенетических связей в классе *Zygnematophyceae* (*Streptophyta*) на основе сравнения нуклеотидных последовательностей 18S рДНК 1676

Харитонов В. Г. Представители семейства *Fragilariaceae* (*Bacillariophyceae*) в водоемах Берингии 1693

Виноградова Е. Н., Белякова Г. А. Виды *Trachelomonas* (*Euglenophyta*) на территории Москвы и Московской области 1711

Артамонов А. А. *Rosa caryophyllacea* (*Rosaceae*) в Средней России 1716

Ильинский В. В., Шипунов А. Б. Анализ изменчивости различных видов ольхи (*Alnus*, *Betulaceae*) методами классической и геометрической морфометрии 1720

Колдаева М. Н., Гончарова С. Б. Морфолого-анатомическая характеристика семян представителей подсемейства *Sedoideae* (*Crassulaceae*) флоры Российского Дальнего Востока 1733

Лебедева О. А., Лапиров А. Г. Особенности онтогенеза *Batrachium trichophyllum* (*Ranunculaceae*) 1744

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

Меликян А. П., Константинова А. И. Вероятные филогенетические связи рода *Actinotus* (*Umbelliferae—Hydrocotyloideae*) на основании данных сравнительной карпологии 1753

Левичев И. Г., Муртазалиев Р. А. Два новых вида *Gagea* (*Liliaceae*) из Восточного Предкавказья 1765

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

Меркулова О. С., Урбанавичюс Г. П. Лишайники из Оренбургской области — новые для флоры Урала 1771

Куликов П. В. *Lagochilus acutilobus* (*Lamiaceae*) — новый вид для флоры России 1779

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

Саксонов С. В., Розенберг Г. С., Соловьева В. В., Устинова А. А. Владимир Иванович Матвеев (к 70-летию со дня рождения) 1783

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

Волкова Е. А., Мельник В. А. Vegetation Construction on the Loess Plateau / Editor-in-Chief Yimin Liang. Yangling, 2003. 127 p. (Восстановление растительности Лессового плато) / Под ред. Чжимин Лянг. 2003. 127 с. 1792

Указатель новых названий растений 1797